

Experimente über die Flossenanlage bei Knochenfischlarven

Normale Differenzierung; Regeneration und Mißbildung
bei mechanischen und chemischen Schädigungen, darunter
auch Thalidomidversuche

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt

von

Dieter Piwernetz

aus

Gablonz

1967

1967/68

Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg.



Tag der mündlichen Prüfung: 22. Feb. 1967

Dekan: Professor Dr. K. Brodersen

Erstberichterstatter: Professor Dr. W. Wunder

Zweitberichterstatter: Professor Dr. H.J. Stammer

Sonderdruck aus:

Zoologischer Anzeiger Bd. 181, Heft 3/4, 1968

Z. Fischerei N F Bd. 16, Heft 3/4, 1968

Der Fischwirt 10/67

Der Fischwirt 8/68

Der Fischwirt 5/68

Aus der Untersuchungsstelle für Teichwirtschaft am Zoologischen Institut
der Universität Erlangen-Nürnberg

Zur Entwicklung der Schwanzflossenanlage bei Hechtlarven

Von

DIETER PIWERNETZ¹

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 16. September 1967)

Als larvales Bewegungsorgan dient Hechtlarven ein protoerker Flossensaum. Im Bereich dieses Flossensaumes bilden sich die unpaaren Flossen aus. Zunächst ist dieser Flossensaum pigmentzellenfrei. Diese wandern in der Embryonalentwicklung aus der Neuralleiste aus und fast amöboidbeweglich zum entsprechenden Bestimmungsort. Der embryonale Flossensaum ist jedoch bereits fertig ausgebildet, bevor ihn die Pigmentzellen vom Bindegewebe her erreichen; deswegen konnten sie nicht mehr in ihn vordringen. Erst mit dem Ausdifferenzierungsbeginn der unpaaren Flossenanlagen wandern in diese knospenartig in den Flossensaum hineinragenden Bereiche Pigmentzellen ein. Die Pigmentzellen zeigen hier das teilungsfähige, wachsende Gewebe der unpaaren Flossen an. Dabei tritt bei Hechtlarven im Bereich der embryonalen Schwanzflossenanlage eine Pigmentzellenanordnung auf, die sich

¹ Dr. Dieter Piwernetz, 8581 Weidenberg/Ofr., Oberer Markt 57.

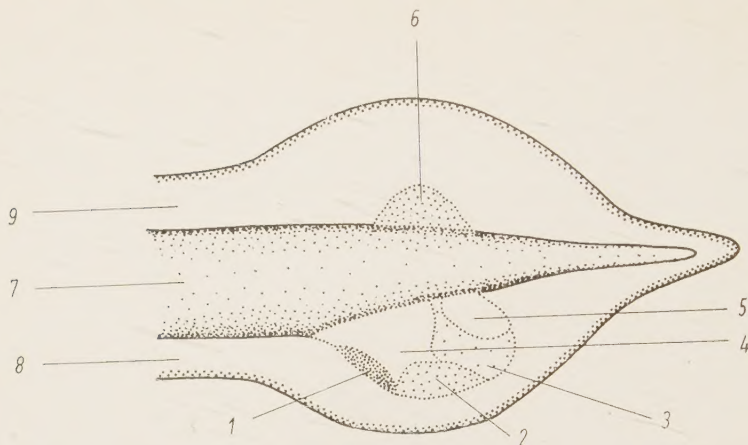


Abb. 1. Schwanzflossenanlage einer 12-14 Tage (12 °C) alten, 14 mm langen Hecht-Larve. 1: Melanophoren, 2: gelbe Pigmentzellen, 3: rote Pigmentzellen, 4: vorderer, pigmentzellenfreier Bereich, 5: hinterer, pigmentzellenfreier Bereich, 6: dorsaler Bereich gelber Pigmentzellen, 7: Körper, 8: ventraler und 9: dorsaler Flossensaum

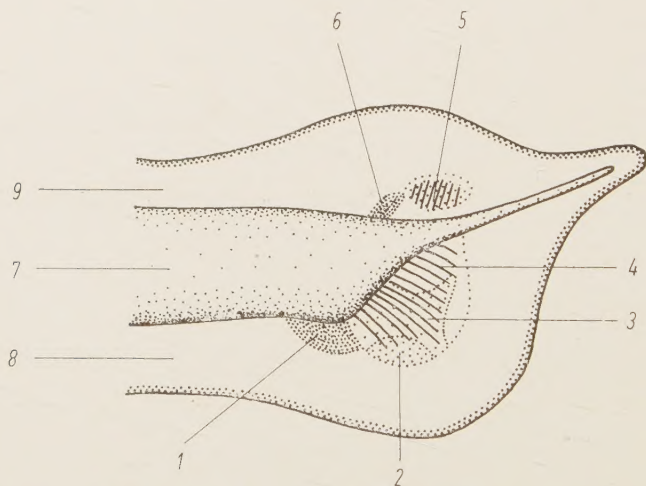


Abb. 2. Schwanzflossenanlage einer 22-24 Tage (13 °C) alten Hecht-Larve. 1: Melanophoren, 2: gelbe Pigmentzellen, 3: rote Pigmentzellen, 4: Flossenstrahlen, 5: dorsaler Bereich gelber Pigmentzellen mit ausdifferenzierenden Epuralia, 6: Melanophoren, 7: Körper, 8: ventraler und 9: dorsaler Flossensaum

bei näherer Untersuchung als weitgehend gleichartig bei allen Hecht-Larven erwies. Die Pigmentzellbereiche waren bei den untersuchten Larven von charakteristischer Gestalt und veränderten sich im Laufe der Schwanzflossenentwicklung bei allen in gleicher Weise. Diese Veränderungen gehen neben den Ausdifferenzierungsvorgängen einher und lassen auf das jeweilige Entwicklungsstadium schließen. Diese Pigmentzellbereiche eignen sich zur genauen Beschreibung des Ausdifferenzierungsprozesses der Schwanzflossenanlage. Soweit bekannt, ist bisher auf diese Regelmäßigkeit bei Hecht-Larven noch nicht hingewiesen worden. Deshalb sei hier eine Beschreibung angefügt.

Unmittelbar nach dem Schlüpfen können bei Hecht-Larven im larvalen Flossensaum die Anlagen der Schwanz-, Rücken- und Afterflosse unter dem

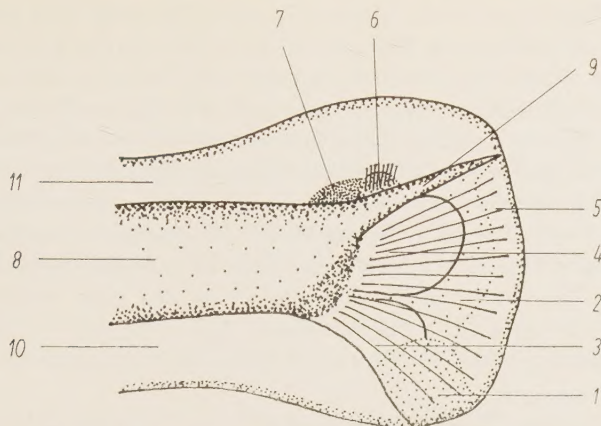


Abb. 3. Schwanzflossenanlage einer 27–29 Tage (13,5 °C) alten Hecht-Larve. 1: gelbe Pigmentzellen, 2: rote Pigmentzellen, 3: früherer vorderer und 4: früherer hinterer Bereich ohne Pigmentzellen, 5: Flossenstrahlen (schematisch), 6: dorsale, gelbe Pigmentzellen mit Epuralia (schematisch), 7: Melanophoren, 8: Körper, 9: Urostyl, 10: ventraler und 11: dorsaler Flossensaum

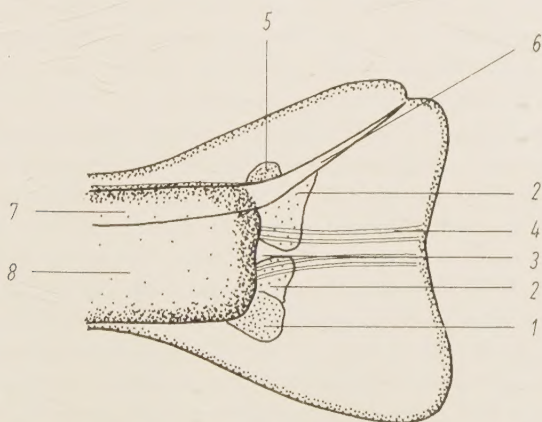


Abb. 4. Schwanzflossenanlage einer 31–33 Tage (13,5 °C) alten Hecht-Larve. 1: gelbe Pigmentzellen, 2: rote Pigmentzellen, 3: früherer hinterer Bereich ohne Pigmentzellen, 4: Flossenstrahlen (schematisch), 5: dorsale gelbe Pigmentzellen, 6: Urostyl, 7: Chorda, 8: Körper

Binokular noch nicht erkannt werden. Erst etwa 9–12 Tage (12 °C) später (Larven etwa 12 mm) lassen sich die Anlagen der künftigen Flossen durch Pigmentzelleneinwanderungen in den Flossensaum erkennen. Dabei wird die Anlage der Schwanzflosse als erste sichtbar.

Die zunächst knorpelige Wirbelsäule der Hecht-Larven reicht bis unmittelbar an das Körperende. Im Bereich der Schwanzflossenanlage tritt oberhalb der Wirbelsäule ein Bereich gelber Pigmentzellen auf. Dabei handelt es sich um Lipophoren. Senkrecht unter diesem Bereich, unterhalb der Wirbelsäule, befindet sich eine zunächst gleich große Ansammlung von Pigmentzellen (Abb. 1). In ihr treten an dem untersten Teil gelbe Pigmentzellen (2) auf, caudal und unmittelbar an diese gelben Pigmentzellen anschließend ein Bereich



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41533917_0013

Aus der Untersuchungsstelle
für Teichwirtschaft am Zoologischen Institut der Universität Erlangen–Nürnberg
Leiter: Prof. Dr. W. Wunder

DIETER PIWERNETZ

Regeneration und Mißbildung bei Verletzung embryonaler Flossenanlagen bei Hechtlarven (*Esox lucius* L.)

Eingegangen: 27. 10. 1967

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Einleitung	279
Methode	280
Ergebnisse	280
Diskussion	292
Zusammenfassung	295
Summary	295
Literaturverzeichnis	296

Einleitung

Fische werden zu jenen Tieren gerechnet, bei denen das Regenerationsvermögen gut ausgebildet ist. Die Regenerationsfähigkeit bezieht sich dabei vor allem auf die Flossen des einfach gestalteten Fischkörpers. Bei den Flossen dieser Tiergruppe unterschied man bisher nicht zwischen physiologischer (oder repetierender) und reparativer (oder akzidenteller) Regeneration. Versuche haben gezeigt, daß Flossen dann noch regenerieren, wenn bestimmte Basalteile nicht mit entfernt werden, sobald dies jedoch geschieht, jegliche Regeneration der Flossen unterbleibt. Das hieße also, daß der größte Teil der Flosse, der sowohl einer natürlichen Abnutzung als auch pathologischen Beschädigungen beständig ausgesetzt ist, physiologisches Regenerationsvermögen besitzt und eine experimentelle Abtrennung innerhalb dieses Bereiches zu Regenerationserscheinungen führt. Wenn die Verletzung über diesen, sich sowieso beständig erneuernden Bereich hinausreicht, wird Gewebe entfernt, das normalerweise nicht auf natürlichem Wege beschädigt wird. Dieses Gewebe, das nur durch gewaltsame Eingriffe entfernt werden kann, wird nicht erneuert. Die Flosse besitzt in ihrem basalen Teil also keine reparative Regenerationsfähigkeit. Für Larvenstadien wurde auf Grund von Naturfunden und Beschreibungen einiger Experimentatoren weiter reichendes Regenerationsvermögen als bei Jugendstadien und erwachsenen Tieren angenommen. Es galt, daß undeterminierte Teile leichter ersetzt würden als bereits ausdifferenzierte, also die embryologische Regeneration (Regulation) weiter reiche als das Regenerationsgeschehen an ausdifferenzierten Teilen. Zur Klärung dieser Frage wurden die hier ausgeführten Versuche an embryonalen Flossenanlagen vorgenommen.

Methode

Die Versuchstiere wurden als Eier bezogen und im hiesigen Institut erbrütet. Die Haltung erfolgte in 3-l-Vollglasaquarien. Verwendet wurde das Wasser der Stadtleitung Erlangen. Der ph-Wert des Leitungswassers schwankte zwischen 6,5 und 7,5, das Säurebindungsvermögen betrug 2,3–2,5. Die Operationen erfolgten mit Pinzettenschere und Skalpell unter dem Binokular an nicht betäubten Fischlarven. Es hatte sich gezeigt, daß die Hechtlarven auf die Betäubung mit Urethan sehr empfindlich reagierten. Die Fixierung der Tiere erfolgte in 4%igem Formalin. Die Fotografien wurden von fixierten Tieren angefertigt. Dem Alter der Versuchstiere wurde die durchschnittliche Wassertemperatur in °C in Klammern angefügt. Damit läßt sich das tatsächliche Entwicklungsstadium der Fischlarven einigermaßen genau angeben.

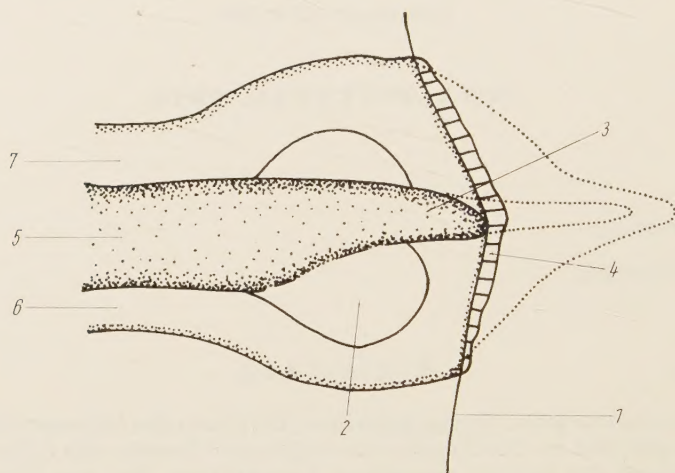


Abb. 1 Chorda mit Flossensaum hinter der Schwanzflossenanlage abgetrennt; 12 Tage (11,5 °C) nach Versuchsbeginn.

- 1) Schnittstelle, 2) Schwanzflossenanlage, 3) Chorda, 4) schmaler Gewebestreifen über der Wunde, 5) Körper, 6) ventraler und 7) dorsaler Flossensaum.

Ergebnisse

Abgetrenntes Schwanzende hinter der embryonalen Schwanzflossenanlage

Bei 4 Tage (12 °C) alten Larven wurde mit einem senkrechten Schnitt das Schwanzende hinter der Schwanzflossenanlage abgetrennt. Dadurch wurde der hintere Teil der Chorda und der Flossensaum dieses Bereiches entfernt. Die Schwanzflossenanlage selbst blieb unverletzt. Diese Operation wurde von allen Versuchstieren überlebt. Untersuchtes Material: 42 Fischlarven. 12 Tage (11,5 °C) nach Versuchsbeginn war die Wunde vernarbt. Ein schmaler Gewebestreifen hatte sich über der Schnittfläche gebildet (Abb. 1). Ein solcher Gewebe-

streifen war von BERT (1863) als beginnende Regeneration gedeutet worden. Da seine Fische jedoch am 10. Tage eingingen, konnte er nicht beobachten, daß ein solcher Streifen keine Weiterentwicklung erfährt. Der Flossensaum war

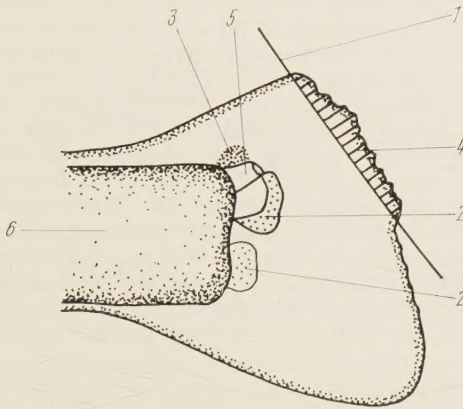


Abb. 2 Chorda mit Flossensaum hinter der Schwanzflossenanlage abgetrennt; 23 Tage (12 °C) nach Versuchsbeginn.

1) Schnittstelle, 2) rote Pigmentzellen, 3) Melanophoren, 4) schmaler Gewebestreifen über der Wunde, 5) Chordastummel, 6) Körper. Flossenstrahlen nicht eingezeichnet.

dorsal und ventral leicht zurückgezogen, so daß die gerade geführte Schnittfläche stumpfwinklig gewölbt erschien. Nach 23 Tagen (12 °C) wurde die homocerke Flossenform angedeutet. Der ursprünglich senkrecht zur Chorda erfolgte Schnitt wurde durch das Wachstum der Flosse in deren oberen Lappen verlagert. Damit war die Verletzung durch das Gesamtwachstum der Flosse bereits auf die Hälfte verringert worden. Der Gewebestreifen über der Schnittwunde hatte sich nicht vergrößert. Die stummelig verkürzte Chorda war innerhalb der Flosse sichtbar. Sie zeigte keinerlei Regenerationserscheinungen (Abb. 2), krümmte sich jedoch wie eine unverletzte nach oben oder dieser Raum blieb völlig leer, falls von der Chorda der Abschnitt des letzten Wirbels abgetrennt worden war. Nach 49 Tagen (14 °C) war die Flosse voll entwickelt, der Schnitt kaum noch erkennbar. Er wurde durch das Wachstum der Flosse verkleinert. Bei allen Versuchstieren fehlte der Urostyl oder er war stark verkürzt. Flossenstrahlen füllten die dadurch freigebiebene Stelle aus und hatten sich durch den größeren Raum geringfügig verbreitert. Auch nach 10 Wochen (17 °C) war keine von diesem Befund abweichende Veränderung zu beobachten. Der Versuch wurde mit 27 Tieren abgeschlossen. Durchschnittliche Körperlänge 48 mm; die Anzahl der Flossenstrahlen in der Schwanzflosse betrug 19. Der gleiche Versuch, bei 26 Tage (12,5 °C) alten Larven durchgeführt, zeigte das gleiche Ergebnis. Auch hier ließ sich 27 Tage nach Versuchsbeginn Regeneration der Chorda nicht feststellen. Der stummelförmige Rest hatte sich ebenfalls wie eine unverletzte Chorda nach oben gekrümmt oder fehlte ganz. Flossenstrahlen hatten sich dann auch hier in den freien Raum verteilt und verbreitert. Die äußere Flossenform war nicht verändert. Nach 49 Tagen wurde keine abweichende Veränderung festgestellt.

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß bei Hechtlarven ein auf frühestem Ent-

wicklungsstadium abgetrennter, sehr kleiner Chordateil, der in der Weiterentwicklung dem letzten oder auch dem vorletzten Wirbel entspricht, nicht neu gebildet wurde. Die Stelle des Urostyls blieb leer. Der freie Raum wurde durch Flossenstrahlen besetzt, die sich der größeren Ausbreitungsmöglichkeit entsprechend geringfügig verbreitert hatten. Auch der entfernte Flossensaum war nicht erneuert worden. Über der Schnittwunde wurde ein kleiner Gewebestreifen angelegt, der jedoch keinem Regenerat zu entsprechen scheint, weil er in der Weiterentwicklung der Flosse stets gleich groß blieb und als Ganzes durch das Wachstum der Flosse auf eine immer kleiner werdende Stelle des oberen Schwanzflossenteils verlagert wurde und schließlich ganz verschwand. Die unverletzt gebliebene Schwanzflossenanlage differenzierte normal und ohne Störung aus. Der Gewebestreifen hätte, da bei diesem Schnitt nur Flossensaum und Chorda entfernt worden waren, im Falle eines Regenerates nur diesem Flossensaumregenerat entsprechen können. Die Weiterentwicklung zeigte jedoch, daß dieser Gewebestreifen, nachdem er unmittelbar nach der Wundsetzung angelegt wurde, seine da erreichte Form nicht mehr geändert hat. Eine derartige Verletzung führt zu keiner Mißbildung der Schwanzflosse. Der Urostyl ist für die Funktionsfähigkeit und die Form der Schwanzflosse entbehrlich; er wird nicht neu gebildet. Sein Fehlen wird durch Flossenstrahlenverbreiterung ausgeglichen.

Längsschnitt durch die Chorda oberhalb der embryonalen Schwanzflossenanlage

Bei 9 Tage (11°C) alten Hechtlarven wurde die Chorda oberhalb der Schwanzflossenanlage mit einem Längsschnitt verletzt. Die Wunde wurde verschlossen und die Schädigung ausgebessert. Durch Narbenzug (nach WUNDER) verkrüppelte der Flossensaum des Schwanzendes. Die Schwanzflossenanlage selbst war unbeschädigt geblieben und durch die Verkrüppelung des Flossensaumes in der Weiterentwicklung nicht gestört worden. Die Verkrüppelung verschwand mit dem Abbau des Flossensaumes. Es zeigte sich, daß die Verkrüppelung des Flossensaumes nicht notwendig eine Verkrüppelung beim erwachsenen Tier nach sich zieht. Der Schaden wurde notdürftig ausgebessert und verschwand mit dem Abbau des larvalen Organs. Wenn die Anlage selbst leicht beschädigt oder durch den Narbenzug der Wunde beeinflusst wurde, trat auch eine Mißbildung der Schwanzflosse ein. Mißbildungen erfolgten schon bei kleinen Verletzungen der embryonalen Schwanzflossenanlage. Die Durchtrennung der Schwanzregion längs der Chorda führte bei den Larven durch die Vernarbung der Schnittstelle nach 17 Tagen (13°C) zu einer mißgebildeten Schwanzregion (Abb. 3). Eine unverletzt gebliebene Schwanzflossenanlage entwickelte sich normal. Dem Hochwölben der Chorda folgte auch die Schnittnarbe. Bei der Weiterentwicklung der Schwanzflossenanlage wurde die anfängliche Mißbildung weitgehend ausgeglichen. Dieser Versuch wurde mit 27 Tage (11–13°C) alten Larven wiederholt. Die Schwanzflossenanlage befand sich im Ausdifferenzierungsprozeß. 26 Tage nach Versuchsbeginn zeigte sich bei den Versuchstieren eine Mißbildung der Schwanzflosse als Folge der Vernarbung. Die Flossenstrahlen waren gestaucht und etwas übereinandergeschoben. Die Narben verlagerten sich auch hier, der Aufkrümmung der Chorda folgend, dorsalwärts. 7 Wochen danach hatten die Schwanzflossen im Umriß annähernd die Normalform erreicht. Der verformende Einfluß der Narben war noch deutlich sichtbar und die Ausbildung der Flossenstrahlen gestört worden.

Durch derartige Verletzungen schien die Funktion der Schwanzflosse als Antriebsorgan jedoch nicht beeinträchtigt worden zu sein. Die morphologischen Umrißformen der Schwanzflosse waren weitgehend wieder hergestellt. Bei einer unverletzt gebliebenen Schwanzflossenanlage kann der Narbenzug den-

noch zu einer Verzerrung der Anlage und damit zu einer Störung der Formbildung führen. Die Entwicklung der Flossenstrahlen und ihre z. T. nicht parallele Anordnung ließen noch die vorangegangene Verletzung erkennen.

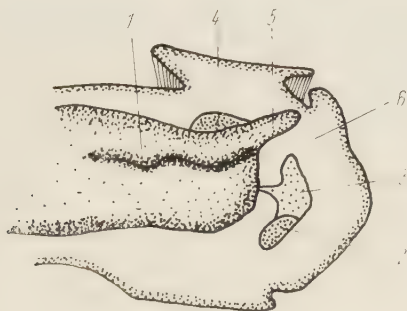


Abb. 3 Chorda durch Längsschnitt verletzt: 17 Tage (13 °C) nach Versuchsbeginn.
1) Narbe des Längsschnittes, 2) gelbe Pigmentzellen, 3) rote Pigmentzellen.
4) dorsale gelbe Pigmentzellen, 5) Urostyl, 6) Flossensaum.

Schwanzflossenanlage abgetrennt

Bei Hechtlarven, die 4 Tage (12 °C) alt waren, wurde das Hinterende zwischen After und Schwanzflossenanlage abgetrennt. Nach Ausführung des Schnittes war starker Blutaustritt zu beobachten. Nach etwa einer Minute begann das Blut bei den meisten Versuchstieren zu gerinnen; dann verringerte sich auch der Blutaustritt und hörte etwa 2 Minuten später ganz auf. After und Darm sind nicht beschädigt worden. Trotz dieser groben Verletzung traten kaum Verluste auf. Dennoch bleibt das Ertragen einer derartigen Verletzung auf so frühem Entwicklungsstadium erstaunlich und das ungemein rasche Heilungsvermögen fällt auf.

14 Tage (12 °C) später war die Wunde gut verheilt; der Flossensaum wuchs von dorsal und ventral her in die Narbe, und beide Teile hatten sich soweit genähert, daß es schien, als habe er sich wieder geschlossen. Die Chorda überdeckte Epithelgewebe. In dieses Gewebe waren Melanophoren eingewandert, die sich auch geringfügig in dem basalen Teil des Flossensaumes fanden, der über der Narbe lag. Die Larven erweckten den Eindruck, als seien sie durch diese Operation in ihrer Bewegungsfähigkeit nicht allzusehr behindert; sie stellten geschickt den Daphnien nach. Nur die Schlagfrequenz des Hinterendes war gegenüber unverletzt gebliebenen Tieren etwas erhöht. In diesem Entwicklungsstadium hat der larvale Flossensaum am Hinterende noch Antriebsfunktion, die er anscheinend in ausreichendem Maße ausführen kann. Deshalb bewirkte der Verlust des Hinterendes vorerst noch keine Bewegungsstörung. Nach 49 Tagen (14 °C) war die Narbe von Hautgewebe überzogen; das Körperhinterende war von stummeliger Gestalt und in einem Winkel von 30–40° nach dorsal gebogen. Der larvale Flossensaum war zurückgebildet. Rücken- und Afterflosse hatten sich normal entwickelt. Die Länge des Körperstummels zwischen ihnen bestimmte, wie weit sie sich nähern. Nach 70 Tagen (17 °C) hatte sich an dem vorigen Befund nichts Wesentliches geändert. Rücken- und Afterflosse haben sich nicht weiter genähert. Die Bildung einer sogenannten Pseudoschwanzflosse

(WUNDER 1942 und die Beschreibung eines Naturfundes von HOFER 1900), die aus der Verschmelzung von Rücken- und Afterflosse entsteht, trat nicht ein (Abb. 4). Die Versuchstiere wurden nicht weiter gehalten, weil an ihnen alle

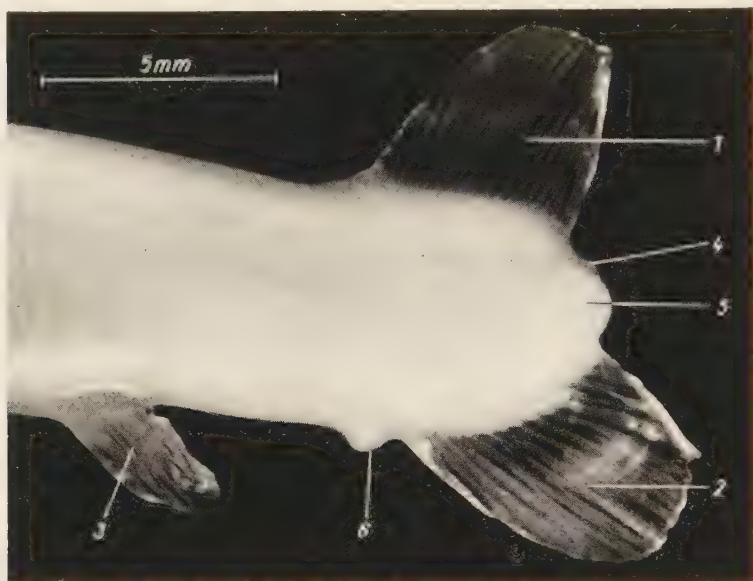


Abb. 4 Körperende mit Schwanzflossenanlage abgetrennt; 70 Tage (17 °C) nach Versuchsbeginn. Versuchstier 74 Tage alt. 1) Rückenflosse, 2) Afterflosse, 3) Bauchflossen, 4) Chordastummel, 5) durch das Hochwölben des Körperendes höckerartig vortretende latero-ventrale Muskulatur, 6) After.

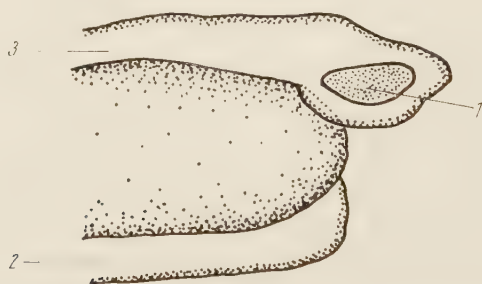


Abb. 5 Nicht vollständig abgetrennte Schwanzflossenanlage, aus der sich die Miniaturschwanzflosse entwickelte. 28 Tage (13 °C) nach Versuchsbeginn.

1) Schwanzflossenanlage (schematisch) im dorsalen Flossensaum, 2) ventraler und 3) dorsaler Flossensaum.

Flossen voll ausdifferenziert waren. Es konnte kein Anzeichen von Regeneration beobachtet werden. Die Narbe unterschied sich in der Melanophorenkonzentration nicht von jener des übrigen Rumpfes.

Versuchsmaterial: 48 Hechtlarven; beendet mit 23 Tieren.

Experimentelle Erzeugung einer „Miniaturschwanzflosse“

Bei den vorhergehenden Versuchen mit 4 Tage (12°C) alten Hechtlarven befand sich ein Versuchstier, bei dem der ausgeführte Schnitt nicht zur völligen Abtrennung der Schwanzflossenanlage geführt hatte. Vielmehr hing diese oder

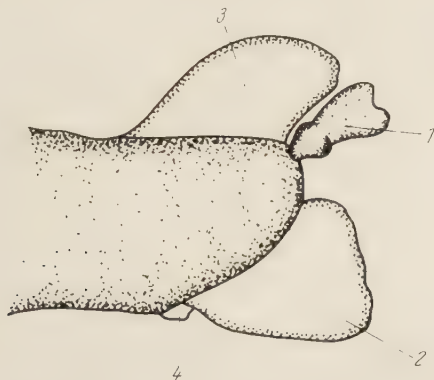


Abb. 6 „Miniaturschwanzflosse“, 48 Tage (14°C) nach Versuchsbeginn.
Versuchstier 52 Tage alt.

- 1) Miniaturschwanzflosse, 2) Afterflosse, 3) Rückenflosse, 4) After.
Die Flossenstrahlen sind nicht dargestellt.

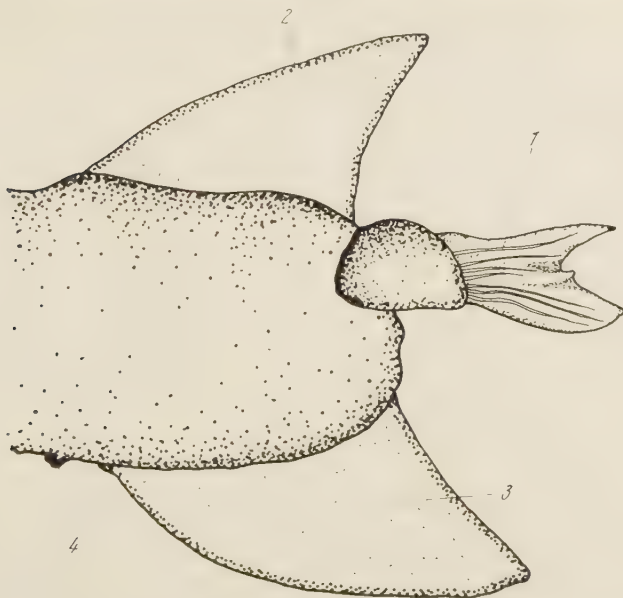


Abb. 7 „Miniaturschwanzflosse“, 69 Tage (17°C) nach Versuchsbeginn.
Versuchstier 73 Tage alt.

- 1) Miniaturschwanzflosse mit 7 Flossenstrahlen, 2) Rückenflosse,
3) Afterflosse, 4) After.
Flossenstrahlen in Rücken- und Afterflosse nicht eingezeichnet.

ein Teil von ihr, umgeben von einem Rest Flossensaum, als kleiner Lappen über den Flossensaum am Körperende (Abb. 5). Zum Blutkapillarsystem des Körpers bestand keine im Binokular erkennbare Verbindung. Lediglich einige Melano-

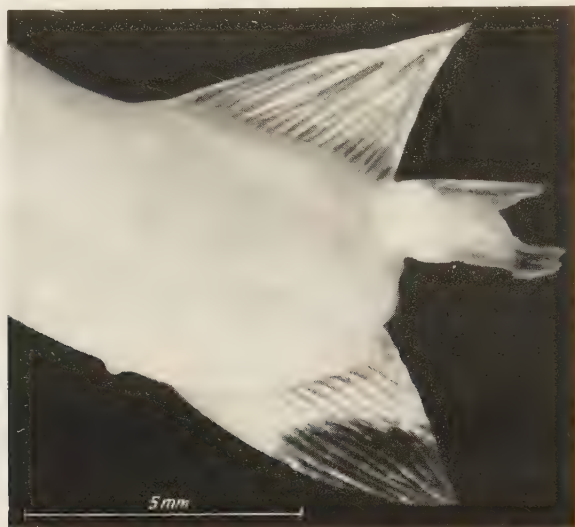


Abb. 8 73 Tage (17°C) alter Hecht mit „Miniaturschwanzflosse“ nach unvollständiger Abtrennung der embryonalen Schwanzflossenanlage. Fotografie des fixierten Versuchstieres.

phoren befanden sich zwischen diesem Lappen und dem Körper im verbindenden Teil des Flossensaums. Die Gewebepartie in diesem Läppchen war gut entwickelt und enthielt rote Pigmentzellen, welche in einer Schwanzflossenanlage bei Hechtlarven regelmäßig zu beobachten sind. Die Wunde unterhalb des Läppchens war vernarbt. Diese Beschreibung erfolgte 28 Tage (13°C) nach Versuchsbeginn. Die Hechtlarve wurde von den übrigen Versuchstieren getrennt und gesondert gehalten. 48 Tage (14°C) nach Versuchsbeginn ähnelte das Tier morphologisch den anderen, im Versuch vorher beschriebenen, weitgehend. Das am Körper verbliebene Läppchen der Schwanzflossenanlage hatte sich zu einer leicht verdickten Knospe weiterentwickelt, die eine kleine „Miniaturschwanzflosse“ trägt und in ihrer äußeren Form einer Schwanzflosse ähnelt. Diese Knospe mit der kleinen Schwanzflosse war mit ihrem unteren, sich verschmälernden Teil am Körperende angewachsen (Abb. 6). Anscheinend reichte jedoch diese Verwachsungsstelle nicht aus, um die sich entwickelnde Schwanzflosse ausreichend zu ernähren. Nach der vorhandenen Flossenstrahlenzahl von 7 zu schließen, entsprach dieser Lappen nur einem Teil der embryonalen Schwanzflossenanlage, der sich, des ursprünglichen Ortes innerhalb der Schwanzflossenanlage entsprechend, weiterentwickelte. Eine normale Schwanzflosse enthält 19 Flossenstrahlen. 69 Tage (17°C) nach Versuchsbeginn war keine Abweichung vom vorhergehend geschilderten Befund zu beobachten. Die „Miniaturschwanzflosse“ hatte sich jedoch weiterentwickelt. Die basale Knospe war gewachsen und kugelig verdickt; sie saß dem Körper jetzt etwas breiter an. Die Zahl der Flossenstrahlen betrug noch immer sieben. Morphologisch war die typische Form einer zweilappigen Schwanzflosse angedeutet. Im ventralen Teil der Schwanzflosse befanden sich 3 längere, im dorsalen 4 Flossenstrahlen, die in

ihrer Länge vom innersten, der etwa die Hälfte der anderen maß, zum äußersten hin zunahm. Das Versuchstier wurde in Formol fixiert und fotografiert (Abb. 8).

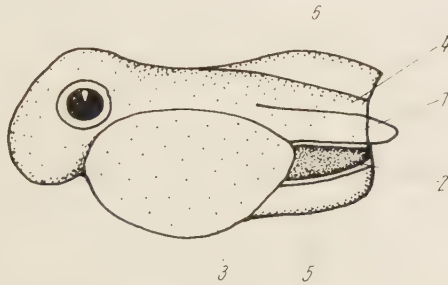


Abb. 9 Hinterende des Körpers vor dem After abgetrennt;
2 Tage nach Versuchsbeginn.

- 1) Chorda, die stummelförmig über die Wundfläche ragt, 2) Darm,
3) Dottersack, 4) Körper, 5) ventraler und 6) dorsaler Flossensaum.

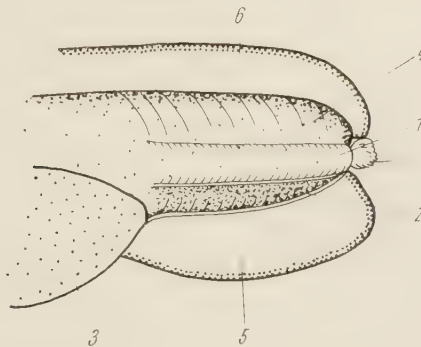


Abb. 10 Hinterende des Körpers vor dem After abgetrennt;
6 Tage (12 °C) nach Versuchsbeginn.

- 1) Chorda, 2) Darm, 3) Dottersack, 4) Myomere, 5) ventraler und
6) dorsaler Flossensaum, 7) Chordagewebe über der Wundfläche.

Körperhinterende vor dem After abgetrennt

Bei 4 Tage (12 °C) alten Hechtlarven wurde das Körperende vor dem After abgetrennt. Damit wurden Rücken-, After- und Schwanzflossenanlagen entfernt, der Darm und die Chorda durchtrennt. Der Blutaustritt war wie auf Seite 283 geschildert. Bei einigen Tieren zog sich unmittelbar nach diesem Schnitt die Muskulatur etwas cranialwärts zurück, so daß die Chorda stummelförmig aus der Chordascheide vorragte. Nach 2 Tagen waren bereits Melanophoren in die Wundstelle eingewandert. Epidermales Gewebe hatte sich über den Rand der Wundstelle gezogen. Die Chorda ragte stummelförmig vor. Die Wunde war verschlossen worden und der Darm auf die Schnittstelle zu verengt und geschlossen (Abb. 9). Der ventrale Flossensaum war in die Wunde hinein-

gezogen und über den Darm hinweg bis an die Unterseite der Chorda verlagert worden. Von den operierten Fischen gingen die ersten schon am 2. Tage ein. Nach 6 Tagen (12 °C) war die Wunde gut verheilt (Abb. 10). Die Chorda ragte noch immer etwas über die Schnittfläche hinaus. Der dorsale und ventrale Flossensaum reichten bis unmittelbar an die Chorda heran. Sie waren noch weiter in die Wunde hineingezogen worden. Der Darm lief gegen die Wunde hin spitz aus und war verschlossen. Ein neu angelegter, künstlicher After wurde nicht beobachtet. Der Flossensaum ragte geschlossen über die Stelle weg, an der der After hätte durchbrechen müssen. GIHR (1957) gibt an, daß allgemein bei Hechtlarven dieses Alters der After noch nicht durch den Flossensaum durchgebrochen ist. Auf diesem frühen Entwicklungsstadium wird Enddarm und After noch nicht beansprucht, daher wurde der Enddarm an der Wundstelle im Zuge des raschen Heilungsprozesses mit „zugeheilt“. Die Tiere waren gegenüber den unverletzten des Kontrollversuches in der Entwicklung zurückgeblieben. Der Dottersack war bei den operierten Tieren, verglichen mit unverletzt gebliebenen, noch groß. Nach 9 Tagen (13 °C) schien die Wundstelle ganz verheilt zu sein. Epithelgewebe hatte die ganze Wunde überzogen, und Melanophoren waren in die Narbe eingewandert. Auch an der Basis der Flossensäume über der Narbe waren Melanophoren zu beobachten. Der Darm war durch die Wundstelle gebrochen. Der Ausgang lag zwischen den seitlichen Körpermuskelpartien direkt unter der Chorda. Der ventrale Flossensaum führte an die linke Seite des Darmausganges. Beide Flossensäume berührten sich fast an ihrer Basis. Wenn noch ein Chordastummel vorhanden war, reichte der dorsale Flossensaum nur bis an diesen heran. Gewöhnlich war jedoch ein herausragender Chordastummel von neu gebildetem Epithelgewebe überzogen und so wieder unter die Körperoberfläche zurückverlagert worden. Das konnte nach 14 Tagen (13 °C) beobachtet werden. Dann ragte nur der Darm geringfügig aus dem Hinterende hervor und bildete den After. In diesem Fall reichten wieder beide Flossensäume bis an ihn heran. Über der Narbe rollten sich die Außenränder der Flossensäume als Folge der Verlagerung leicht ein. Im Abheilungsprozeß der Wunde wurde der Flossensaum in diese hineingezogen. Damit bog sich der handförmig flache Flossensaum in seiner Längsrichtung über die schmale Kante nach unten bzw. oben. Neues Gewebe wurde in der zugbeanspruchten Stelle des Flossensaumes nicht nachgebildet; so konnte sich die gedehnte Stelle, sobald sie ihre maximale Dehnungselastizität erreicht hatte, nur einrollen oder zerreißen. Beobachtet wurde nur immer das Einrollen des Flossensaumes als einfacher und natürlichster Ausweg des gedehnten Gewebes. Es wurde also bei dieser Operation nur so viel Gewebe neu gebildet, als zum Verschuß der Narbe erforderlich war. Kurz vor der Wundstelle lag die Anlage der Bauchflossen. Auffällig war jedoch, daß mit dem Beginn der Nahrungsaufnahme eine erhöhte Sterblichkeit der Versuchstiere einsetzte. 20 Tage (13 °C) nach Versuchsbeginn war der letzte Versuchsfisch verendet. Es wird angenommen, daß mit der Nahrungsaufnahme eine Infektion des beschädigten Darmabschnittes eingetreten ist, obwohl die Wunde äußerlich gut verheilt und vernarbt erschien. Versuchsmaterial: 56 Hechtlarven. Dieser Versuch wurde mit 26 Tage (13 °C) alten Larven wiederholt. Die Tiere waren schon seit einiger Zeit mit Plankton gefüttert worden. Zum Zeitpunkt der Operation hatten die Tiere gefressene Crustaceen im Darm. Der Blutaustritt nach erfolgter Operation war wesentlich geringer als im Versuch vorher. Am Tag nach der Operation lebten noch alle Versuchstiere. Aber auch hier trat wieder mit der Nahrungsaufnahme eine hohe Sterblichkeitsrate auf. Am 4. Tag nach der Operation waren alle Versuchstiere eingegangen. Die Wunde war schlecht verschlossen, der Darm offen, sein Rand fransig und entzündet. Die Chorda ragte über die Schnittfläche hinaus. Die Tiere hatten noch gefressen. Versuchsmaterial: 34 Tiere.

Ein Eingriff dieser Art kann von den Hechtlarven anscheinend nicht kompensiert werden. Die lange Lebensdauer der 4 Tage alten Versuchstiere läßt sich wahrscheinlich auf die Ernährung aus dem vorhandenen Dottersack zurückführen. Der Enddarm war zur Zeit der Operation wegen der Dottersackernährung noch nicht beansprucht und daher funktionsunfähig. Deshalb war er unmittelbar nach der Operation mit der übrigen Wunde abgeheilt und verschlossen. Eine Infektion fand deshalb nicht statt. Als diese Tiere jedoch zur selbständigen Nahrungsaufnahme übergangen und der Enddarm in Funktion trat und durch die Wunde brach, entzündete sich die Durchbruchsstelle, es erfolgte eine Infektion, die zum Verenden der Tiere führte. Es kann angenommen werden, daß die natürliche Ausscheidung der Nahrungsreste das Durchbrechen des Enddarmes bewirkte. Wie die Versuche mit 26 Tage alten Hechtlarven zeigen, beginnt hier die Sterblichkeit der Versuchstiere sofort. Ein Verheilen der Wunde konnte nicht beobachtet werden. Bei allen Versuchstieren war der verletzte Darm stark entzündet. Regenerationsversuche, wie sie sich PRZIBRAM (1909) bei derartig geschädigten Hechten vorstellt, führten zu keinem Ergebnis.

Ganz abgesehen davon, daß der zu untersuchende Sachverhalt auf einer Fehlannahme beruht, die sich auf eine heute als widerlegt geltende Arbeit von NUSBAUM und SIDORIAK gründet, in der behauptet worden war, Hechtlarven, die wie in diesem Versuch operiert werden, regenerieren den abgetrennten Teil. Regeneration von Gewebe des Flossensaumes wurde nicht beobachtet. Der verbliebene Flossensaum wurde in die Wunde hineingezogen.

Teilweise Schädigung der ausdifferenzierenden Schwanzflossenanlage

Die Schwanzflossenanlage bei 24–28 Tage (13°C) alten Hechten befindet sich bereits im Ausdifferenzierungsprozeß. Die Umlagerung der Anlage an das Körperhinterende ist weitgehend vorgenommen. Jetzt wurde die ausdifferenzierende Schwanzflosse so weit abgetragen, daß noch ein kleiner basaler Teil mit Resten der Flossenstrahlen stehenblieb. 27 Tage (17°C) nach Versuchsbeginn zeigten die Schwanzflossen noch verstümmeltes Aussehen. Die Wirbelsäule war

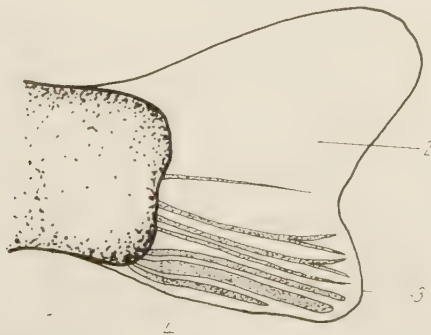


Abb. 11 Mittlere Teile einer ausdifferenzierenden Schwanzflossenanlage entfernt:
 48 Tage (18°C) nach Versuchsbeginn. Versuchstier 74 Tage (17°C) alt.
 1) Körper, 2) dorsaler Schwanzflossenlappen, der 10 normal entwickelte Flossenstrahlen enthält, 3) ventraler Schwanzflossenlappen mit 6 Flossenstrahlen, von denen die 3 untersten verbreitert sind und den Raum 4) einnehmen, in dem 3 Flossenstrahlen fehlen.

nach dorsal aufgebogen. Erst 48 Tage (18°C) nach Versuchsbeginn ließ sich feststellen, daß die Flosse wieder vollständig ausgebildet war. Alle abgetrennten Teile waren ersetzt und die homocerke Form wieder hergestellt. Die Flossen-

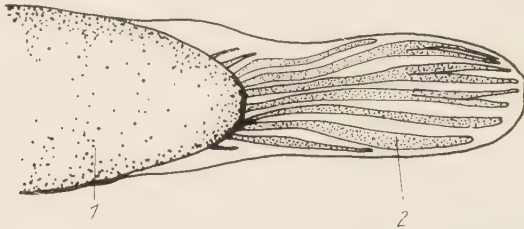


Abb. 12 Randteile der ausdifferenzierenden Schwanzflossenanlage entfernt;
5 Monate (17°C) nach Versuchsbeginn. Versuchstier fast 6 Monate alt.
1) Körper, 2) lappenförmige Schwanzflosse mit 7 Flossenstrahlen,
die alle etwas verbreitert sind.

strahlen waren vollzählig vorhanden. Versuchsmaterial: 47 Hechtlarven. In einem weiteren Versuch mit den gleichen Hechten wurde der Schnitt so angebracht, daß von den vorher stehengelassenen, basalen Teilen der Schwanzflosse in der Mitte basale Bereiche mit entfernt wurden. Nach 48 Tagen (18°C) zeigte sich, daß bei allen Versuchstieren an den Stellen der entfernten Basalteile die Ausbildung von Flossenstrahlen unterblieben war. Abbildung 11 gibt als Beispiel ein solches Tier wieder, bei dem im ventralen Schwanzflossenlappen 3 Flossenstrahlen fehlten. Der dorsale Lappen enthielt alle Flossenstrahlen, die normal entwickelt waren. Der frei gebliebene Raum, in dem die Flossenstrahlen fehlten, war durch Verbreiterung der benachbarten Flossenstrahlen ausgefüllt. Sie haben durch die Verbreiterung die Funktion der Flossenstabilisierung mit übernommen. Versuchsmaterial: 34 Hechtlarven.

Bei weiteren 41 Hechten im Alter von 24 Tagen (13°C) wurden seitliche Bereiche der Schwanzflossenanlage abgetrennt. Auch hier war nach 48 Tagen (18°C) zu beobachten, daß diese Teile bei allen Versuchstieren nicht ersetzt worden waren. Das Tier, von dem in Abbildung 12 die Schwanzflosse wiedergegeben ist, wurde bis zu einem Alter von 6 Monaten gehalten. Es trat keine Veränderung in der Schwanzflosse gegenüber dem Befund 48 Tage nach Versuchsbeginn ein. Die bestmögliche Ausnutzung der verbliebenen Teile zur Erreichung eines möglichst großen Effektes war also schon nach sehr kurzer Zeit erfolgt. Die abgetrennten, lateralen Teile der Schwanzflossenanlage hatten ein Fehlen der entsprechenden Flossenstrahlen der späteren Schwanzflosse zur Folge. Die beiden dorsalen und der eine ventrale Stummel neben den 7 Flossenstrahlen waren in der gleichen Größe schon am 48. Tage nach Versuchsbeginn zu beobachten. Es kann sich also um keine Regenerate handeln. Auch hier waren alle Flossenstrahlen mehr oder weniger verbreitert, so daß maximale Spreizung und Stabilisierung der Schwanzflosse erreicht wurde.

Anlage der Rückenflosse entfernt

Die Versuchstiere waren 9 Tage (11°C) alt. Die Anlagen von Rücken- und Afterflosse waren durch Pigmenteinwanderungen in den Flossensaum erkennbar. Die Anlage der Rückenflosse wurde mit dem umgebenden Flossensaum bei 30 Tieren entfernt. 44 Tage (14°C) nach Versuchsbeginn waren die übrigen

Flossen voll entwickelt und der larvale Flossensaum abgebaut. Bei der Operation war bei ungefähr der Hälfte der Tiere die Anlage der Rückenflosse nicht entfernt, sondern nur der darüberliegende Flossensaum abgetrennt worden.

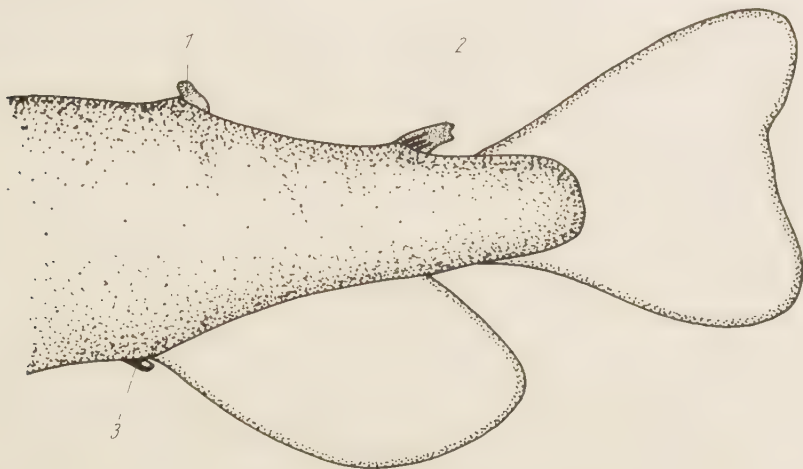


Abb. 13 Anlage der Rückenflosse teilweise entfernt;
44 Tage (14 °C) nach Versuchsbeginn.

1) vorderes und 2) hinteres Läppchen mit 3 kleinen Flossenstrahlen, 3) After.

Die Rückenflosse hatte sich normal entwickelt; der Flossensaum war nicht regeneriert worden, weder neben noch über der Rückenflossenanlage. Bei jenen Tieren, denen die Anlage abgetrennt worden war, fehlte die Rückenflosse. Nur bei wenigen Tieren war die Anlage vollständig entfernt worden. Meist waren an den beiden Enden kleine Reste stehengeblieben. 65 Tage (17 °C) nach Versuchsbeginn waren diese Anlagenreste zu kleinen Läppchen ausgewachsen, aber nicht sehr vergrößert (Abb. 13). Sie waren entweder frei von Flossenstrahlen oder enthielten 1–3 kleine Stummel. Die nicht entfernten Randteile der embryonalen Flossenanlage hatten sich also entsprechend der Potenz ihres ursprünglichen Ortes innerhalb der Flossenanlage weiterentwickelt. Es ließ sich keine Potenzweiterung dieser Läppchen feststellen, auch keine organisierende Wirkung auf das epitheliale Gewebe des Bereiches zwischen den beiden Randlappen. Die Gewebe innerhalb der Rückenflosse, die zu bilden diese lappenförmigen Anlagenreste bestimmt waren, entstanden und nicht mehr. Bemerkenswert ist die Verheilung der Wunde. Längs über den Körper verläuft in der Mitte eine schmale Vertiefung, in der die Rückenflosse liegt. Bei Abtrennung der Anlage – bei 4 Tieren war dies vollständig gelungen – blieb die Stelle der Rückenflosse leer. Hier war jedoch die Vertiefung unterbrochen; der Körper war hier rund und ohne diese Vertiefung. Die Pigmentbänder der Körperseiten reichten dann über diese Stelle ohne Unterbrechung hinweg und bildeten z. T. ein geschlossenes Band, das von der einen Bauchunterseite über den Rücken bis zur anderen führte. Von einer Narbe war keine Spur zu erkennen, so daß der Eindruck entstand, als habe sich an dieser Stelle nie eine Flossenanlage befunden. Nur aus der Unterbrechung der Rinne durch die Abrundung des Körpers und eventuell verbliebener, lappenförmiger oder höckerartiger Flossenreste war der Ort der Rückenflosse zu erkennen. Regenerationsvorgänge wurden nicht festgestellt.

Diskussion

Die Zerstörung von Teilen der embryonalen Flossenanlagen der Rücken- und Schwanzflosse führte im Versuch zum Fehlen von Teilen der fertigen Flosse. Das Entfernen der ganzen embryonalen Flossenanlage hatte den Ausfall der Flosse zur Folge. Die relativ kleinen Bezirke im Flossensaum, die den embryonalen Flossenanlagen entsprechen, zeigten bei experimentellen Verletzungen kein Regenerationsvermögen. Auch teilweise Beschädigungen wurden nicht ausgeglichen, wenn die Verletzung bis an die Basis der Flossenanlage reichte. Gleiche Ergebnisse erzielte HEGER (1939) in ähnlichen Versuchen an der Schwanzflossenanlage bei Forellen. Defektoperationen an Flossenanlagen, die im Ausdifferenzierungsprozeß begriffen waren, hatten nur noch den Ausfall ganz bestimmter Teile der fertigen Flosse zur Folge. Bei der Entfernung des überwiegenden Teiles der embryonalen Flossenanlage entwickelten sich nur die verbliebenen Reste ungestört weiter. Diese Reste besaßen jedoch nicht die Fähigkeit, die Bildung der verlorengegangenen Flossenteile zu veranlassen. Regenerationsfähigkeit wurde nur in der Längsrichtung, nicht hingegen in der Querrichtung der Flosse festgestellt, d. h., der verletzte Bereich eines Flossenstrahles wird wieder zu einem vollständigen Flossenstrahl regeneriert, dagegen kann ein verletzter oder unverletzter Flossenstrahl anscheinend nicht die Bildung eines verlorengegangenen Flossenstrahles anregen. Dieses Fehlen der horizontalen Regeneration innerhalb einer beschädigten Flosse scheint auch in der embryonalen Anlage bereits vorhanden zu sein. Der Zusammenhang zwischen Basis und Regenerat besteht nicht nur für die Flosse als Ganzes, sondern im engeren Sinne für jeden Flossenstrahl. Das Regenerationsvermögen der Flosse setzt sich demnach zusammen aus den Regenerationsbezirken der einzelnen Flossenstrahlen. Fehlt ein Flossenstrahl mit seiner Basis, so ist die übrige unverletzte Flossenanlage nicht fähig, diesen Flossenstrahl zu regenerieren. Dieses Regenerationsprinzip ist grundsätzlich bereits in der undifferenzierten, embryonalen Flossenanlage enthalten. Jedoch wurden hier durch die Verletzung bestimmter Bezirke stets mehrere Flossenstrahlen umfaßt (siehe Abb. 7, 11, 12, 13).

Die embryonale Flossenanlage erweckt somit den Eindruck größerer Verletzlichkeit und geringeren Regenerationsvermögens.

Von primärer Bedeutung für das Regenerationsgeschehen ist das Vorhandensein basalen Gewebes. Der Basalknorpel der Flosse wird von Chondroblasten zusammengesetzt (HEGER 1939), von dem aus die Bildung der Flossenstrahlen veranlaßt wird. Von den sich teilenden und die Flossenstrahlen bildenden Zellen geht gleichzeitig ein Einfluß auf andere benachbarte Gewebe aus, die mit den Flossenstrahlen mitwachsen und die übrigen Gewebe der Flosse bilden. Die basalen Zellen der Flossenstrahlen besitzen demnach die Wirkung eines Induktors. Das Vorhandensein von Flossenstrahlen ist von primärer Bedeutung für das Wachstum der Flosse; alle anderen Gewebe der Flosse, wie Bindegewebe, Blutgefäße, Nervengewebe, Epithelgewebe etc., entstehen sekundär und nach Bedarf. Auf die Bedeutung des basalen Gewebes der Flossenstrahlen für die Entwicklung der Schwanzflosse bei Regenerationsprozessen haben schon BROUSSONET (1786), PHILLIPPEAUX (1886), MORILL (1906), BEIGEL (1910), NABRIT (1931), SCHIMKE (1933), BIRNIE (1934), BANZ (1935), WUNDER (1938), HEGER (1939) hingewiesen.

Die hier durchgeführten Versuche zeigten auch, daß im Laufe des Ausdifferenzierungsprozesses der embryonalen Flossenanlage eine Verletzung zum Ausfall oder zur Schädigung immer kleinerer Teile der späteren Flosse führt. Das läßt sich anhand eines Schemas erklären. Abbildung 14 gibt eine schematische Darstellung der unpaaren Flossenentwicklung wieder, die das Verhalten der embryonalen und ausdifferenzierenden Flossenanlage bei den Regenera-

tionsversuchen erklärt. Während der Embryonalentwicklung des Fisches tritt zu irgendeinem Zeitpunkt eine Zelle oder Zellgruppe auf, aus der die embryonale Anlage der unpaaren Flosse hervorgeht. In dieser Zelle oder Zellgruppe

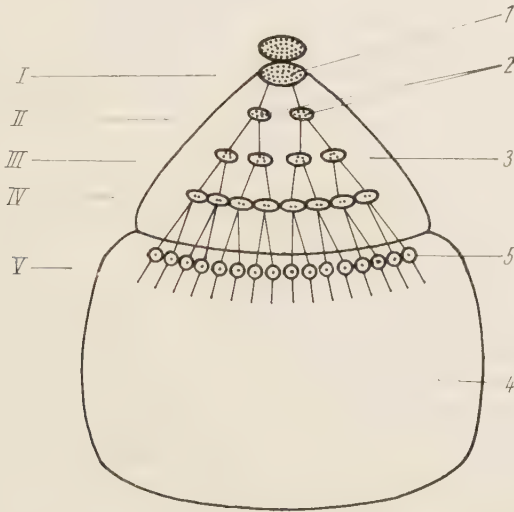


Abb. 14 Schematische Darstellung der unpaaren Flossenentwicklung.

- 1) Ursprungszelle oder -zellgewebe der Flossenanlage, 2) Tochterzellen, die aus 1) entstanden sind und zusammen die Fähigkeiten von 1) besitzen, 3) embryonale Flossenanlage, 4) ausdifferenzierte Flosse, 5) Basalzellen der Flossenstrahlen.
 I–V) aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien von der embryonalen Flossenanlage bis zur fertigen Flosse.

ist die Fähigkeit enthalten, ein embryonales Gewebe anzulegen, aus dem die Flosse ausdifferenziert. Im Verlaufe der Zellteilungen wird diese Fähigkeit auf viele Zellen des embryonalen Gewebes verteilt, wobei mit jeder Zellteilung ein Potenzverlust der einzelnen Zellen verbunden ist. Diese Potenzeinschränkung in der embryonalen Flossenanlage schreitet so lange fort, bis Zellen mit bestimmter und endgültiger Funktion gebildet sind. In der Flossenanlage erfolgt diese Potenzeinschränkung pyramidenartig, wobei sich an der Spitze der Pyramide eine Zelle oder Zellgruppe befunden hat, die für die Bildung der gesamten embryonalen Flossenanlage verantwortlich war. Mit dem nächsten Teilungsschritt entstanden aus ihr 2 Zellen oder Zellgruppen, die zusammen die Fähigkeit besaßen, die Anlage bilden zu können. Eine jede davon war für die Bildung einer Hälfte verantwortlich. Bei der nächsten Mitose entstanden 4 Zellen oder Zellgruppen, die wieder gemeinsam über die Fähigkeit verfügten, die Anlage zu bilden; eine jede steuerte den vierten Teil usw. Defektversuche an 4 Tage alten Hechtlarven haben gezeigt, daß mit der Entfernung eines sehr kleinen Zellbezirktes in der Schwanzregion die Bildung der Flosse ausgeblieben war. Eine gleiche Schädigung, wenige Tage später, führte nur noch zu einer starken, partiellen, aber bleibenden Mißbildung der fertigen Flosse. Es zeigte sich auch, daß der im Laufe der Zellteilungen eingetretene Potenzverlust nicht rückgängig zu machen war, wenn aus dem Zellverband der Anlage experimentell eine Zellgruppe herausgelöst wurde. Es ließ sich beobachten, daß dieser Eingriff in der Weiterentwicklung zu einer Mißbildung führte. D. h. also, benachbarte Zellen

der entfernten Zellen waren nicht in der Lage, sich — im Schema Abbildung 14 — horizontal zu teilen. Sie konnten keine zusätzliche Teilung einschieben, die Zellen gleicher Fähigkeit hervorgebracht hätte. Damit ist in dem embryonalen Gewebe der Flossenanlage zwangsläufig Regenerationsfähigkeit ausgeschlossen. Sie ist auch in keinem Fall beobachtet worden. Die Zellen scheinen demnach in einem vertikalen Potenzgefälle zu stehen. Jede Teilung führt zur Einschränkung der Entwicklungsmöglichkeit und damit zur Ausrichtung der Zellen auf ihre spätere Funktion. Es ist anzunehmen, daß dieses Potenzgefälle hormonal gesteuert wird. Ein Ausbrechen aus dem Potenzgefälle scheint nach den Versuchsergebnissen nicht möglich zu sein, wie auch eine anschließend beschriebene Autotransplantation zeigt. Am Ende der embryonalen Entwicklung der Flossenanlage (in Abb. 14 an der Basis der Pyramide 1, 2, 3, 5) entstehen Zellen, die nun die Ausbildung des Flossengewebes bewirken. Diese für die Entwicklung der unpaaren Flossen entscheidenden Zellen sind in den Chondro- bzw. Osteoblasten zu suchen. Es wurde schon erwähnt, daß diesem in Teilung befindlichen Gewebe der Chondroblasten Induktoreigenschaft zukommt. Vom Vorhandensein des zunächst knorpeligen, später verknöchernden Zellmaterials hängt es also ab, wie die Ausbildung einer Flosse erfolgt. Alle übrigen Gewebe der Flosse ordnen sich dem Wachstum der Flossenstrahlen unter. Im Experiment ist es gelungen, eine embryonale Flossenanlage fast getrennt vom Körper zur Entwicklung zu bringen. Es handelt sich hier um den Versuch mit der „Miniaturschwanzflosse“ (Abb. 5—8). Nach Abtrennung der embryonalen Flossenanlage war sie nur noch über den Flossensaum mit dem Körper verbunden. Alle übrigen Verbindungen zum Nerven- und Blutgefäßsystem des Körpers waren unterbrochen worden. Die Wunde am Körper verheilte, und der Flossensaum mit der Anlage wurde im Zuge des Abheilungsprozesses geringfügig in die Wunde hinein- und damit wieder an den Körper herangezogen. Nach dem Abbau des Flossensaumes wuchs die Anlage wieder an den Körper an, und zwar an einer zufällig gewählten Stelle, wie die unnatürliche Lage der Schwanzflosse oberhalb der Chorda beweist (Abb. 8). Ein Anschluß an Nerven- und Blutgefäßsystem wurde nicht wieder ausreichend gefunden. Der Körper erhielt keine Notiz vom Vorhandensein der abgetrennten Schwanzflossenanlage und verhielt sich, als sei ihm das Hinterende völlig abgetrennt worden. In der Körperform bestand kein Unterschied zu den Tieren der Exstirpationsversuche (vgl. Abb. 4 mit Abb. 8). Nach den sieben vorhandenen Flossenstrahlen zu schließen, war bei der Operation nur der mittlere Teil der embryonalen Anlage erhalten geblieben. Die Weiterentwicklung dieser isolierten Anlage zeigte ganz deutlich, daß die verbliebenen Teile des embryonalen, undifferenzierten Gewebes nur jene Gewebe entstehen ließen, deren Bildung ihnen gemäß ihres Ortes innerhalb einer unverletzten Anlage zukam. Das Ausdifferenzierungsgeschehen bei dieser „Miniaturschwanzflosse“ weist auf das Bestehen eines Potenzgefälles, wie es schematisch in der geschilderten Pyramide geschehen ist, hin. Das Fehlen jeglicher Regenerationsprozesse zeigt hier ganz deutlich, daß die embryonale, undifferenzierte Flossenanlage noch über kein Regenerationsvermögen verfügt. Schäden in diesem Entwicklungsstadium führen zu bleibenden Mißbildungen.

Das Endstadium der embryonalen Flossenentwicklung ist erreicht, wenn der Potenzabfall beendet ist und die Teilungsschritte innerhalb der embryonalen Anlage zu einer mehr oder weniger einheitlichen basalen Zellage geführt haben, aus der jetzt die endgültige Flosse ausdifferenzieren kann. Die verschiedenen Gewebe der ausdifferenzierten Flosse behalten ihre Teilungsfähigkeit bei, um den natürlichen Verbrauch durch Abnutzung oder pathologische Schädigung auszugleichen. Damit gewinnt erst das ausdifferenzierende Flossengewebe physiologisches Regenerationsvermögen. Gewaltsame Verletzungen innerhalb dieses Bereiches werden jetzt durch Regeneration ausgeglichen. Wenn hier das

Regenerationsgeschehen in physiologisches und reparatives unterschieden werden soll, so hätte der natürliche Erneuerungsprozeß von Flossengewebe als physiologisch zu gelten und der Ersatz der Flosse bei gewaltsamer Schädigung, ausgenommen der Basalteile, als reparativ. Im strengen Sinn des Wortes wäre wohl reparative Regeneration erst dann gegeben, wenn Ersatz verlorenen Flossengewebes auch in horizontaler Richtung möglich wäre, d. h., wenn vorhandenes basales Flossenstrahlgewebe verlorenes basales Flossenstrahlgewebe erneuern könnte. Die embryonale, undifferenzierte Flossenanlage verfügt nach den vorgenommenen Versuchen noch nicht über Regenerationsvermögen.

Zusammenfassung

An embryonalen, undifferenzierten und ausdifferenzierenden Flossenanlagen sowie an der Chorda und im Flossensaum bei insgesamt 412 Hechtlarven wurden mechanische Schädigungen gesetzt und das Verhalten der geschädigten Gewebe in der Weiterentwicklung beobachtet. Im einzelnen wurden Ergebnisse erzielt:

Hechtlarven verfügen über kein weiter reichendes Regenerationsvermögen der Flossen als erwachsene Tiere.

Erst ausdifferenzierende Teile gewinnen Regenerationsvermögen. Dabei handelt es sich um physiologisches Regenerationsvermögen, das auf dem Vorhandensein sich beständig teilender Zellen beruht.

Das Vorhandensein basalen Gewebes ist auch im frühesten Zeitpunkt des Ausdifferenzierungsprozesses unerläßliche Voraussetzung für Entwicklung und Regeneration.

Entfernte Teile der Chorda und des larvalen Flossensaumes wurden innerhalb des Beobachtungszeitraumes nicht erneuert, insbesondere unterblieb bei den Exstirpationsversuchen die Ausbildung eines Urostyls.

Bei Defektversuchen zeigt die Flosse das Bestreben, mit den verbliebenen Teilen maximale Wirkung zu erzielen. Frei gebliebene Stellen in der Schwanzflosse werden durch Verbreiterung der Flossenstrahlen ausgefüllt.

Nicht entfernte Teile der embryonalen Flossenanlage können sich nur entsprechend der Potenz des Ortes innerhalb der unverletzten Flossenanlage entwickeln.

Summary

With 412 larvae of pike have been made extirpations of the dorsal fin and the tail fin. There is only a possibility of regeneration if the germ is developping. The presence of basal tissue is the supposition for development and regeneration. The larvae of the pike have no more possibility of regeneration than the adult ones. Removed parts of the chorda and the embryonal seam of fins did not regenerate. If there are removed parts of the fin which show no regeneration, the neighbour tissue will help to form a compensation. After damaging a tail fin of pike there has been built a "mini-tail-fin". The results of the experiments of damaging and extirpating parts of the tail fin of the pike give us an idea of the working of chondroblasts and osteoblasts as "inductors" for the development of this organ.

Резюме

Зачатки эмбриональных, недифференцированных и дифференцированных плавников, а также хорда и края плавников 412 личинок щуки были повреждены механическим воздействием. Результаты наблюдения развития поврежденных тканей следующие:

Личинки щуки не обладают повышенной по сравнению со взрослыми рыбами регенеративной способностью плавников. Дифференцирующиеся первые части приобре-

тают способность к регенерации. При этом речь идет о физиологической восстановительной способности, основанной на наличии постоянно делящихся клеток.

Наличие базальной ткани является и на самой ранней стадии процесса дифференциации необходимым условием развития и восстановления.

Удаление части хорды и края личиночных плавников за период наблюдения не восстановились, в частности, в опытах по экстирпации уростиль не развивался.

В опытах по повреждению плавников отмечается их стремление достичь с помощью оставшихся частей максимальной эффективности. Пустые участки хвостового плавника заполняются расширением плавниковых лучей.

Неудаленные части эмбриональных зачаточных плавников могут развиваться лишь в соответствии с потенциальными возможностями участка внутри неповрежденного зачатка плавника.

Literaturverzeichnis

- ARSENIN, N., und K. SOMMER: Mißbildungen und Umweltfaktoren. Zbl. Gynäk. **72**, 1 329—1 336 (1950).
- BANZ, E.: Zur Morphologie und Histologie der Flossenregeneration bei Knochenfischen unter besonderer Berücksichtigung von *Misgurnus fossilis* L. Zool. Anz. **112**, 209—230 (1935).
- BARFURTH, D.: Regeneration. Erg. Anat. **1** (1891).
- Regeneration und Transplantation. Erg. Anat. **22**, 356—601 (1914).
- BEIGEL, C.: Zur Regeneration des Kiemendeckels und der Flossen der Teleostier. Anz. d. akad. Wiss. Krakau **1910**, 655—690.
- Regeneration der Barteln bei Siluroiden. Arch. Entw. mechan. **34**, 363—370 (1912).
- BERG, L. S.: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. Berlin: Deutscher Verlag der Wissenschaften 1958.
- BERT, P.: Reproduction de l'extrémité caudale enlevée chez des poissons osseux. C. r. Soc. Biol. Paris **1863**, 100—101.
- EIRNIE, J. H.: Regeneration of the tail-fins of *Fundulus* embryos. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. (Wood's Hole) **66**, 316—325 (1934).
- BOGACKI, K.: Experimentelle Flossenregeneration bei europäischen Süßwasserfischen. Arch. Entw. mechan. **22**, 18—20 (1906).
- BRACHET, J.: Embryologie chimique, 2. Aufl. Paris: Masson & Cie 1947.
- Nucleic Acids in Development. J. of Cellular and comparative Physiol., Suppl. **60**, 1—18 (1962).
- BRESCH, C.: Klassische und Molekulare Genetik. Berlin—Göttingen—Heidelberg: Springer 1964.
- BROUSSONET: Observation sur la régénération de quelques parties du corps des poissons. Hist. Acad. R. Sciences. Ann. **1786**, 684—688.
- CHILD, C. M.: Patterns and Problems of development. Chicago: The University of Chicago Press 1941.
- DUNKER, G.: Über Regeneration des Schwanzendes bei Syngnathiden. Arch. Entw. mechan. **20**, 30—37 (1906); **24**, 656—662 (1907).
- DÜRKEN, B.: Lehrbuch der Experimentalzoologie, 2. Aufl. Berlin: Gebr. Borntraeger 1928.
- ESKIN, I. A.: Zur Frage der Regeneration der Flossen bei den Fischen. Zool. Anz. **79**, 289—304 (1928).
- FRAISSE, P.: Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren. Cassel und Berlin: Theodor Fischer 1885.
- GIHR, M.: Zur Entwicklung des Hechtes. Rev. suisse Zool. **64**, 355—474 (1957).
- GOETSCH, W., und O. SCHINDLER: Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Fischlarven. Arch. Entw. mechan. **131**, 483—511 (1934).
- GOLDSCHMIDT, R. G.: Theoretische Genetik. Berlin: Akademie-Verlag 1961.
- HADORN, E.: Letalfaktoren. Stuttgart: Georg Thieme 1955.
- HARABATH, R.: Über die Heilung von Schnittwunden der Haut bei Fischen (*Cobit. foss.*). Virchows Arch. **268**, 794—815 (1928).
- HARDER, W.: Anatomie der Fische. In Handbuch der Binnenfischerei, Bd. II A. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung 1964.
- HARMS, J. W.: Über funktionelle Anpassung bei Regenerationsvorgängen. Arch. ges. Physiol. **132**, 353—432 (1910).

- HARRISON, R. G.: Über die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleostier. Arch. Entw. mechan. **42**, 248—278 (1893).
- HEGER, H.: Die Regeneration des Schwanzes bei jungen Forellen. Arch. Entw. mechan. **139**, 393—437 (1939).
- HELLMICH, W.: Untersuchungen über Herkunft und Determination des regenerativen Materials bei Amphibien. Arch. Entw. mechan. **121**, 135—203 (1930).
- HERTWIG, G.: Beiträge zum Determinations- und Regenerationsproblem mittels Transplantation haploider Zellen. Arch. Entw. mechan. **111**, 292—316 (1927).
- HOFER, B.: Über eine Mißbildung beim Hecht. Allg. Fisch.-Ztg. **25** (N. F. 15), 117—118 (1900).
- IDE-ROZAS, A.: Die cytologischen Verhältnisse bei Regeneration von Kaulquappenextremitäten. Arch. Entw. mechan. **135**, 552—608 (1936).
- KASANCEV, W.: Histologische Untersuchungen der Regeneration nach der Amputation des Schwanzstiels und der Brustflossen bei jungen Lachsen (*Salmo salar* L.). Trav. Labor. Zool. expér. Morph. Animaux **4**, 57—97 (1935).
- KING-LI-PIN und TSCHANG-YUNG-TAI: Sur la régénération des nageoires et des écailles chez les poissons rouges (*Carassius auratus*). C. r. Soc. Biol. **105**, 824—826 (1930).
- KORSCHOLT, E.: Regeneration und Transplantation, Bd. I: Regeneration. Berlin: Gebr. Borntraeger 1927.
- KÜHN, A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie, 2. erweiterte Aufl. Berlin—Heidelberg—New York: Springer 1965.
- LAGLER, K. F., BORDACH, J. E., und R. R. MILLER: Ichthyologie. New York: John Wiley and Sons, Inc. 1962.
- LEHMANN, F. E.: Einführung in die Physiologische Embryologie. Basel: Birkhäuser 1945.
- LINDROTH, A.: Zur Biologie und Entwicklung beim Hecht. Kngl. Lontbruksstryrelsen, Mitteilungen der Anstalt f. Binnenfischerei bei Drottningholm (Stockholm) **1946**, 1—173.
- LIST, J. G.: Über Wanderzellen im Epithel. Zool. Anz. **8**, 389—390 (1885).
- LÜSCHER, M.: Die Ursachen der tierischen Regeneration. Exper. **8**, 80—84 (1952).
— Die Regeneration in der Zoologie. In: Handbuch d. allg. Pathol. **6**, Nr. 1, 405—440 (1955).
- MAGLIO, C.: Esperienze di rigenerazione nei Teleostei. Atti Soc. Ital. Milano **65**, 85—103 (1926).
— La rigenerazione della pinna codale ni *Cobitis taenia*. Arch. Zool. Ital. **15**, 345 bis 351 (1931). Festschrift ROSA.
- MARCHAND, F.: Der Prozeß der Wundheilung mit Einschluß der Transplantation. Dtsch. Chir. Lief. **16**, Stuttgart: Enke 1901.
- MARON, K.: Regeneration Capacity of the Spinal Cord in *Lampetra fluviatilis* Larvae. Folia Biol. Krakow **7**, 179—189 (1959).
— Regeneration of the Tail in *Lampetra fluviatilis* Larvae. Folia Biol. Krakow **8**, 55—57 (1960).
- MASCHTALER, G. A.: Typen der Regeneration eines Schwanzteils bei Fischen. Bull. Biol. et Méd. expér. **5**, 24—26 (1938).
- MASSHOFF, W.: Physiologische Regeneration. In: Handbuch d. allg. Pathol. **6**, Nr. 1, 441—514 (1955).
- MAZZA, F.: Sulla rigenerazione della pinna caudale in alcuni pesci. Atti Soc. Lig. Sc. Nat. e Geogr. **1**, 318—321 (1890).
- MIHAJLOVA, L.: Einfluß des Magnesiumchlorids ($MgCl_2$) auf die postnatale Entwicklung und Regeneration der Schwanzflosse bei lebend gebärenden Fischen der Art *Lebistes reticulatus* P. (Familie Poeciliidae). C. R. Acad. bulg. Sci. **11**, 117—120 (1958a).
— Versuche zur Beeinflussung der Embryonalentwicklung der Goldfische (*Carassius auratus* L.) durch Magnesiumchloridlösung. C. R. Acad. bulg. Sci. **11**, 121—122 (1958b).
- MORGAN, T. H.: Regeneration in Teleosts. Arch. Entw. mechan. **10**, 120—134 (1900).
— Further experiments on the regeneration of the tail of fishes. Arch. Entw. mechan. **14**, 539—561 (1902).
— The physiologie of regeneration. J. exp. Zool. **3**, 474—485, 492—500 (1906).

- MORILL, C. V.: Regeneration of certain structures in *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull. **12**, 11–20 (1906/07).
- MÜNCH, H.: Über Regeneration in der Frühentwicklung. Defektoperationen im Gebiet der frühembryonalen Schwanzanlage bei Amphibien. Arch. Entw. mechan. **137**, 597–635 (1938).
- NABRIT, S. M.: The rôle of the fin-rays in the regeneration in the tail-fins of fishes (in *Fundulus* and Goldfish). Biol. Bull. **56**, 235–266 (1929).
- The rôle of the basal plate of the tail in regeneration in the tail-fins of fishes (*Fundulus* and *Carassius*). Biol. Bull. **60**, 60–63 (1931).
- NARDI, F.: Das Verhalten der Schuppen erwachsener Fische bei Regenerations- und Transplantationsversuchen. Arch. Entw. mechan. **133**, 621–664 (1935).
- Über den Einfluß von Hunger und erhöhter Temperatur auf den Regenerationsverlauf bei Fischen. Arch. Entw. mechan. **135**, 298–315 (1936).
- NEEDHAM, A. E.: Regeneration and Wound-Healing. London: Methuen & Co, Ltd., New York: John Wiley & Sohn, Inc. 1952.
- NIKOLSKI, G. W.: Spezielle Fischkunde. Berlin: Deutscher Verlag der Wissenschaften 1957.
- NUSBAUM, J., und S. SIDORIAK: Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge nach künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellen (*Salmo fario* L.). Arch. Entw. mechan. **10**, 645–684 (1900).
- NUSBAUM, J.: Zur Kenntnis der Heteromorphose bei der Regeneration der älteren Forellenembryonen (*Salmo irideus* Gib.). Anat. Anz. **22**, 358–363 (1903).
- Zur Teratologie der Knochenfische zugleich ein Beitrag zu deren Regeneration. Arch. Entw. mechan. **24**, 114–123 (1907).
- PETER, K.: Versuche über die Beziehung der Regeneration zur Verletzbarkeit. Arch. Entw. mechan. **131**, 575–590 (1934).
- PHILLIPEAUX, I. M.: Expériences démontrant, que les nageoires des poissons ne se régénèrent qu'à la condition, qu'on laisse au moins sur la place leur partie basilaire. C. r. Acad. Sc. Paris **68**, 669–670 (1869).
- FIWERNETZ, D.: Zur Entwicklung der Schwanzflossenanlage bei Hechtlarven. Der Fischwirt, im Druck.
- Deutung eines Naturfundes, zugleich ein Beitrag zum Regenerationsvermögen bei Hechten. Der Fischwirt Okt. 1967, Heft 10, 261–265.
- PROBST, E.: Vererbungsuntersuchungen bei Karpfen. Allg. Fisch. Ztg. **74**, 436–443 (1949).
- Der Todesfaktor bei der Vererbung des Schuppenkleides des Karpfens. Allg. Fisch. Ztg. **75**, 369–370 (1950).
- PRZIBRAM, H.: Experimentalzoologie, Bd. 2: Regeneration. Leipzig und Wien: Franz Deuticke 1909.
- RAUTER, M.: Echte Fische. In: BRONNs Klassen und Ordnungen VI, 1. Abt., 2. Buch, 1.–3. Lief. (1927–1933).
- SAUTER, V.: Regeneration und Transplantation bei erwachsenen Fischen. Roux' Archiv **132**, 1–41 (1934).
- SCHÄFERNA, K.: Ein neuer Fund einer zweiten Gallenblase nebst einer Verdoppelung der Rückenflosse beim Karpfen. Z. Fisch. **28**, 545–552 (1930).
- Über die Verdoppelung der Rückenflosse beim Karpfen. Vestnik C. S. Zool. Společnosti v FRAZE **1938/39**, 391–418.
- SCHÄPERCLAUS, W.: Fischkrankheiten, 3. Aufl. Berlin: Akademie-Verlag 1954.
- Lehrbuch der Teichwirtschaft, 2. völlig neu bearbeitete und erweiterte Aufl. Berlin und Hamburg: Paul Paray 1961.
- SCHIMKE, H.: Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). (Diss., 34 S., Ohlau [Schlesien] 1933.)
- SCHINDLER, O.: Über die Brut von vier einheimischen Süßwasserfischen (Aesche, Hecht, Flußbarsch, Karpfen). Allg. Fisch. Ztg. **59**, 305–319 (1934).
- Zur Biologie der Larven von Barsch und Hecht. Zool. Anz., Suppl. **8**, 141–149 (1935).
- Zur Regeneration der Schwanzflosse bei Salmonidenbrut. Arch. Entw. mechan. **137**, 506–509 (1938).
- Einiges über die Lebensgewohnheiten und Zucht des Hechtes. Allg. Fisch. Ztg. **71**, H. 7/8, 13–16; H. 9/10, 1–6 (1946).

- SCOTT, G. G.: Further notes on the regeneration of the fins of *Fundulus heteroclistus*. Biol. Bull. (Boston) **12**, 385–400 (1906/07).
- SEWERTZOFF, A. N.: Evolution der Bauchflossen der Fische. Zool. Jhb. Allg. Anat. u. Ontog. **58**, 414–500 (1934).
- SICHEL, G.: L'azione della ribonucleasi sulla pinna caudale regenerante di *Gambusia holbrooki* (Grd.). (Nota preliminare.) Bull. Accad. Gioenia **4**, 517–523 (1958).
- SPEMANN, H.: Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Berlin: Springer 1936.
- SPRENGER, K.: Biologische Studien an Brustflossen junger Bachforellen (*S. fario*). (Diss., 421–504, Basel 1945.)
- STARK, D.: Embryologie, 2. neubearbeitete Aufl. Stuttgart: Thieme 1965.
- SUWOROW, J. K.: Allgemeine Fischkunde, 2. Aufl. Berlin: Deutscher Verlag der Wissenschaften 1959.
- TIEDEMANN, Y.: Beschreibung einiger seltener Tiermißgeburten. Dtsch. Arch. Physiol. **5**, 125–131 (1819).
- VAHS, W., und H. ZENNER: Der Einfluß von Alkali- und Erdalkalisalzen auf die Embryonalentwicklung der Regenbogenforelle. Arch. Entw. mechan. **156**, 96–100 (1965).
- VOGEL, F.: Lehrbuch der allgemeinen Humangenetik. Berlin–Göttingen–Heidelberg: Springer 1961.
- VORONTSOVA, M. A., and L. D. LIOSNER: Asexual Propagation and Regeneration. London: Pergamon Press 1960.
- WERNER, C. F.: Wortelemente lateinischer-griechischer Fachausdrücke in den biologischen Wissenschaften. Leipzig: Geest & Portog K. G. 1961.
- WUNDER, W.: Über erbliche Fehler beim Karpfen. Z. Fisch. **29**, 97–112 (1931).
- , und H. SCHIMKE: Wundheilung und Regeneration beim Karpfen. Arch. Entw. mechan. **133**, 245–268 (1935).
- Merkwürdige Ausheilung von Verletzungen beim Karpfen. Arch. Entw. mechan. **134**, 551–561 (1936a).
- Merkwürdige Gestaltsveränderung der Flossen beim Karpfen nach Verletzungen. Z. Fisch. **34**, 845–851 (1936b).
- Unzweckmäßige und zweckmäßige Verheilung schwerer Verletzungen beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). Verh. dtsh. Zool. Ges. Freiburg (Br.). Suppl. **9**, 240–245 (1936c).
- Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. In: Handbuch der Binnenfischerei, Bd. II B. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung 1936.
- Versuche über die Ausheilung von Verletzungen beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). Arch. Entw. mechan. **137**, 540–559 (1938).
- Karpfen ohne Schwanz. Fisch. Ztg. Neudamm **44**, 4 S. (1941).
- Versuche über die Regeneration des Schwanzes beim Hecht (*Esox lucius* L.). Arch. Entw. mechan. **142**, 183–199 (1943).
- Beobachtungen über Schuppenregeneration beim Goldfisch (*Carassius auratus* L.), beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) und bei der Brachse (*Abramis brama* L.). Arch. Entw. mechan. **143**, 396–407 (1948).
- Wirbelsäulenverkürzung als rassebildendes Merkmal beim Aischgründer Karpfen. Arch. Entw. mechan. **144**, 1–24 (1949a).
- Wundheilung, Regeneration und Parasitenabwehr bei Fischen. Verh. dtsh. Zool. Ges. Mainz, Suppl. **13**, 135–137 (1949b).
- Ein Fall von Wirbelsäulenverkürzung beim Hecht (*Esox lucius*). Arch. Hydrobiol. **42**, 470–473 (1949c).
- Fortschrittliche Teichwirtschaft. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung 1949d.
- Doppelbildung der Rückenflosse, der Bauchflossen und der Gallenblase nach einer Schnittverletzung beim Karpfen. Arch. Entw. mechan. **144**, 358–363 (1950a).
- Über Degeneration und Regeneration der schwarzen Pigmentzellen in der Haut des Karpfens *Cyprinus carpio* L., Verh. dtsh. Zool. Ges. Marburg. Suppl. **15**, 100–105 (1950b).
- Verdoppelung und Verdreifachung der Enden der Kiemenblättchen beim Karpfen. Zool. Anz. **145**, 225–230 (1950c).
- Ungewöhnliche Verletzungen bei Karpfen und ihre Verheilung. Verh. dtsh. Zool. Ges. Wilhelmshaven. Suppl. **16**, 109–130 (1951).

- Regeneration und Ausheilung schwerer Verletzungen bei Fischen. Die Umschau **1953**, H. 3, 4 S.
- Beeinflussung der Ausbildung der Wirbelsäule durch mechanischen Reiz beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). Verh. dtsch. Zool. Ges. Erlangen. Suppl. **19**, 256 bis 274 (1955).
- Schädigung der Karpfen durch Branntkalk. Der Fischwirt **1958**, Nr. 4, 8 S.
- Massenhaftes Auftreten von Mißbildungen bei kleinen Hechten (*Esox lucius* L.). Zool. Anz. **166**, 42–55 (1961).
- Doppelbildung der Brustflosse und des Schultergürtels auf einer Seite nach einer Schnittverletzung beim Hecht. Arch. Entw. mechan. **155**, 1–8 (1964).

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Dr. rer. nat. Dieter Piwernetz
08581 Weidenberg
Oberer Markt 57

Deutung eines Naturfundes, zugleich ein Beitrag zum Regenerationsvermögen bei Hechten

Von Dipl.Biol. Dieter Piwernetz¹⁾

Tiedemann (1819) beschreibt einen Naturfund, der in die Literatur als sein „monströser“ Hecht eingegangen ist (Abb. 1). An sich wäre das kein Grund, diese sehr alte Beschreibung nochmals hervorzuziehen, wenn nicht gerade dieser mißgebildete Hecht mit zu jener Meinung beigetragen hätte, die Fischen und besonders dem Hecht ein umfangreiches Regenerationsvermögen zuspricht. In einer Versuchsreihe zu Regenerationsfragen erhielt der Autor ein Exemplar, welches das experimentelle Gegenstück zu jenem Naturfund sein könnte. Damit kann eine experimentelle Erklärung über die Entstehung dieser Mißbildung abgegeben werden.

In den Versuchen war bei vier Tage (12° C) alten Hechtlarven das Hinterende zwischen After und Schwanzflossenanlage abgetrennt worden. Bei einem Versuchstier hatte der Schnitt nicht zur vollständigen Abtrennung des Hinterendes mit der Schwanzflossenanlage geführt. Vielmehr hing dieses oder ein Teil von ihm, umgeben von einem Rest Flossensaum, als kleiner Lappen über den Flossensaum am Körperende (Abb. 2). Zum Blutkapillarsystem des Körpers bestand keine, im Binokular erkennbare Verbindung. Lediglich einige Melanophoren befanden sich zwischen diesen Lappen und dem Körper im verbindenden Teil des Flossensaumes.

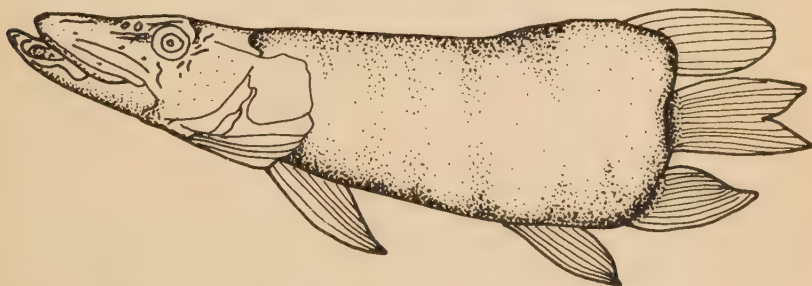


Abb. 1: Schematische Darstellung des von TIEDEMANN (1819) beschriebenen, mißgebildeten Hechtes. Die Streifung der Flossen entspricht nicht der Zahl der Flossenstrahlen. Die Schuppen sind nicht eingezeichnet.

Die Gewebepartie in diesem Läppchen war gut entwickelt und enthielt rote Pigmentzellen, welche in einer Schwanzflossenanlage bei Hechtlarven regelmäßig zu beobachten sind. Die Wunde unterhalb des Läppchens war vernarbt. Diese Beschreibung erfolgte 28 Tage (13° C) nach Versuchsbeginn. 48 Tage nach Versuchsbeginn ähnelte das Tier morphologisch jenen, bei denen der Schnitt zur vollständigen Abtrennung des Hinterendes geführt hatte. Aber das am Körper verbliebene Läppchen mit der Schwanzflossenanlage hatte sich zu einer leicht verdickten Knospe weiterentwickelt, die eine kleine, in ihrer äußeren Form einer Schwanzflosse ähnlichen „Miniaturschwanzflosse“ trug. Diese Knospe mit der

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dieter Piwernetz, 8581 Weidenberg/Ofr., Obere Marktstraße 57

kleinen Schwanzflosse war mit ihrem unteren, sich verschmälernden Teil am Körperende angewachsen. Anscheinend reichte jedoch diese Verwachsungsstelle nicht aus, um die sich entwickelnde Schwanzflosse ausreichend zu ernähren. Nach der vorhandenen Flossenstrahlenzahl von sieben zu schließen, entsprach dieser Lappen nur einem Teil der embryonalen Schwanzflossenanlage, der sich, des ursprünglichen Ortes innerhalb der Schwanzflossenanlage entsprechend, weiterentwickelte. Eine normale Schwanzflosse enthält 19 Flossenstrahlen.

69 Tage (17°C) nach Versuchsbeginn war keine Abweichung vom vorhergehend geschilderten Befund zu beobachten. Die „Miniaturschwanzflosse“ hatte sich jedoch weiterentwickelt. Die basale Knospe war gewachsen und kugelig verdickt; sie saß dem Körper jetzt etwas breiter an. Die Zahl der Flossenstrahlen betrug noch immer sieben. Morphologisch war die typische Form einer zweilappigen Schwanzflosse angedeutet. Im ventralen Teil der Schwanzflosse befanden sich drei längere, im dorsalen vier Flossenstrahlen, die in ihrer Länge vom innersten, der etwa die Hälfte der anderen maß, zum äußersten hin zunahm. Das Versuchstier wurde in Formol fixiert und fotografiert (Abb. 3).



Abb. 2: Nicht vollständig abgetrennte Schwanzflossenanlage, aus der sich die Miniaturschwanzflosse entwickelte. 28 Tage (13°C) nach Versuchsbeginn. 1. Schwanzflossenanlage (schematisch) im dorsalen Flossensaum, 2. ventraler und 3. dorsaler Flossensaum.



Abb. 3: 73 Tage (17°C) alter Hecht mit „Miniaturschwanzflosse“ nach unvollständiger Abtrennung der embryonalen Schwanzflossenanlage. Fotografie des fixierten Versuchstieres.

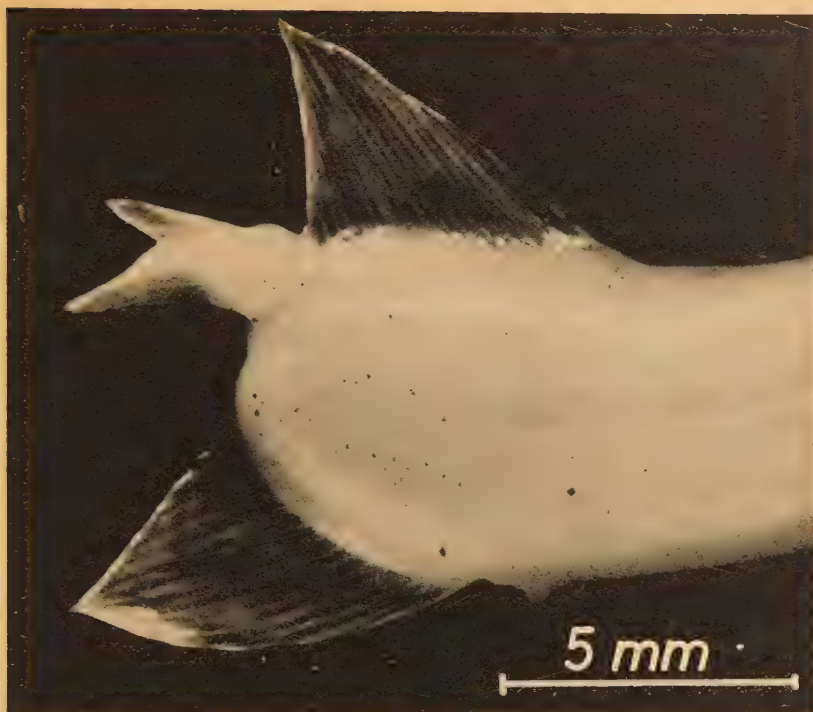


Abb. 4: Vergrößertes Schwanzende des in Abb. 3 dargestellten Tieres von der rechten Seite gesehen.

Zum Vergleich ist die Abbildung eines 74 Tage alten Hechtes mit vollständig abgetrenntem Körperende beigegefügt.

Um den Leser von der Mühe der nicht leicht zu beschaffenden Literaturstelle der Tiedemannschen Beschreibung zu entheben, sei diese kurz angefügt. Er beschreibt wörtlich: „Im verflossenen Sommer erhielt ich von meinem verehrten Freunde, dem Herrn Professor Leydig in Mainz, einen monströsen weiblichen Hecht (*Esox lucius*), der im Rhein gefangen worden war. Der vordere Theil seines Körpers, der Kopf mit allen Theilen, die Brust- und Bauchflossen sind ganz normal gebildet, und die Aftermündung befindet sich am gewöhnlichen Ort hinter den Bauchflossen. Nur der hintere Theil des Körpers ist sehr verkürzt, abgestutzt und merklich dicker als er seyn sollte. Der ungemein kurze Schwanz mit seiner Flosse ist gleichsam in den Körper hineingedrückt, oder aus demselben nicht herausgewachsen und die Rücken- und Afterflosse ist daher dem Schwanze ganz nahe an den untern abgestutzten Theil gelagert. Anfangs vermuthete ich, daß diese Mißbildung vielleicht die Folge einer äußeren mechanischen Verletzung seyn möge, allein ich sahe nirgends die Spur einer Narbe, und außerdem fand ich die Wirbelbeine unverletzt, nur sehr kurz und dick, und weniger zahlreich als im normalen Zustand. Das Herz, die Kiemen, der Darmkanal, die Nieren und Zeugungsorgane waren regelmäßig gebildet. Die sehr großen Eierstöcke enthielten sehr viele zum Legen reife Eier.“

Przibram (1909) deutete diesen Befund als Regeneration. Auf die Unzulässigkeit einer solchen Interpretation wurde von Heger (1939) und Wunder (1943) hingewiesen. Wunder (1943) gibt als eine Möglichkeit einer solchen Schwanzflossengestaltung pathologische Wirbelsäulenverkrümmung und -verkürzung an. Die Beschreibungen von Hofer (1900) lassen sich nicht zur Deutung des Tiedemannschen Hechtes verwenden, wie Heger angibt, es handelt sich bei Hofer um eine Verlagerung von Rücken- und Afterflosse zu einer „Pseudoschwanzflosse“, also um einen ganz anderen Sachverhalt.

Hofer selbst nimmt nicht an, daß Regeneration der Schwanzflosse stattgefunden habe, sondern die beschriebene Verlagerung von Rücken- und Afterflosse sei durch besondere Wundsetzung eingetreten. Wunder (1943) konnte diese Tatsache experimentell nachweisen. Heger deutet den Befund als „eine einfache Wachstumsstörung, wie sie auch bei Karpfen nach Verletzungen der Wirbelsäule oder Krankheit eintreten kann“. Die Wachstumsstörung ist offensichtlich vorhanden, jedoch ist diese Erklärung nur eine reine Feststellung und sagt über die Ursache selbst nichts aus. Die hier experimentell erreichte Abtrennung der embryonalen Schwanzflossenanlage kann bei dem von Tiedemann beschriebenen Naturfund durch den Biß einer Libellenlarve, eines Dyticiden oder seiner Larve, durch einen kleinen Raubfisch usw. erfolgt sein. Ebenso wie die Weiterentwicklung der abgetrennten Schwanzflossenanlage im Versuch zur Bildung einer merkwürdigen Schwanzregion führte, die der von Tiedemann beschriebenen und abgebildeten weitgehend ähnelt, genauso könnte auch bei jenem Naturfund die Entwicklung stattgefunden haben. Daß eine Narbe nicht mehr von Tiedemann beobachtet wurde, liegt daran, daß die Verletzung eben sehr lange zurückgelegen hat — der beschriebene Hecht war immerhin laichreif — und weitgehende Verheilung erfolgt

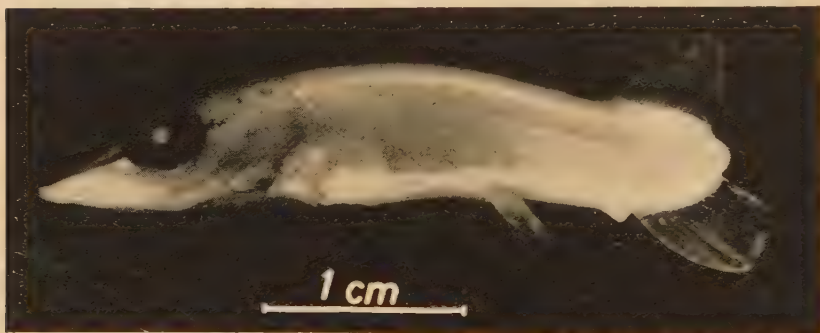


Abb. 5: Körperende mit Schwanzflossenanlage abgetrennt; 70 Tage (17° C) nach Versuchsbeginn. Versuchstier 74 Tage alt.

war. In eigenen Versuchen wurde regelmäßig beobachtet, daß bei diesen Operationen die Wunde ohne große Narbe verheilt. Besonders fiel dies bei Versuchen auf, in denen die Rückenflosse abgetrennt wurde. Hier war bei einzelnen Tieren 65 Tage nach Versuchsbeginn zu beobachten, daß die Stelle der entfernten Rückenflosse ohne Narbe verheilt war und daß die Pigmentstreifen der Haut ohne Störung über diese Stelle hinwegliefen. Die Körperformen des Hinterendes ähneln sich weitgehend. Die Entstehung Tiedemanns „monströsen Hechtes“ läßt sich mit dem experimentell erzeugten, mißgebildeten Hecht zwanglos erklären. Der Versuch zeigt, daß dabei keinerlei Regenerationsprozesse, wie sie Przibram annimmt, stattgefunden haben.

Das Verhalten der Flossenanlagen gegen chemische Substanzen (CaO und Ca (OH)₂). Untersucht an Hecht- und Karpfenlarven

Von Dr. Dieter Piwernetz

Aus Teichwirtschaften wird gelegentlich mitgeteilt, daß bei der Abfischung von Karpfenbrut ein hoher Prozentsatz mit Mißbildungen auftritt. Am häufigsten sind die Flossen betroffen; zufällige, unfallbedingte Beschädigungen der embryonalen Flossenanlage können wohl ein solches Massenaufreten von Flossenmißbildungen nicht hervorrufen, da die embryonalen Flossenanlagen noch kein Regenerationsvermögen besitzen, um einen Schaden auszugleichen (Piwernetz 1967). Während als Ursache für das Auftreten der Flossenmißbildungen in manchen Fällen die Verwendung mangelhafter Zuchttiere mit geringwertigem Erbgut (Wunder 1931) oder bestimmte Kreuzungen (Probst 1949) verantwortlich gemacht werden können, wurde andererseits festgestellt, daß Mißbildungen in Brutteichen auftraten, in die sehr hohe Löschkalkmengen zu Düngezwecken eingebracht worden waren (Wunder 1958). Nun kann nicht mehr ohne weiteres die Ursache der Mißbildungen als Erbschädigung gedeutet werden, denn bisher ist die Wirkung von Löschkalklösungen auf die Entwicklung der embryonalen Flossenanlagen noch nicht untersucht worden. Erblich bedingte und experimentell oder durch Unfall hervorgerufene Mißbildungen der Flossen sehen weitgehend ähnlich aus. Für die hier durchgeführten Versuche wurde handelsüblicher Löschkalk (auch Ätzkalk genannt) mit einem CaO-Gehalt von 70 % verwendet. Diese Kalksorte wird eigens zu Düngezwecken hergestellt. In weiteren Versuchen wurde Branntkalk mit einem CaO-Gehalt von 95 % verwendet.

Der empfindlichste Teil der äußeren Oberfläche eines Fisches sind die Kiemen. Sie sind deshalb durch die Kiemendeckel weitgehend vor Verletzungen geschützt. Gegenüber chemischen Lösungen vermögen die Kiemendeckel die Kiemen nicht zu schützen. Konzentrationen eines gelösten Stoffes, die von der Epidermis der Fischhaut noch ohne weiteres ertragen werden, können auf das Gewebe der Kiemenblättchen bereits zerstörend wirken oder dringen durch sie in den Blutkreislauf ein und töten den Fisch ab. Die zulässige Maximalkonzentration von Kalklösungen wird dadurch bestimmt, ob sie vom Kiemenepithel noch unbeschadet vertragen wird. Es erhebt sich nun die Frage, ob bei Fischbrut Konzentrationen eines Stoffes, die über das Kiemenepithel noch nicht schädigend wirken, auf eine embryonale oder ausdifferenzierende Flossenanlage eine entwicklungsstörende Wirkung zeigen. Im natürlichen Biotop kommt eine chemische Schädigung der Fischhaut allein, ohne vorher einen Schaden auf der Kieme zu hinterlassen, nur ausnahmsweise vor. Ein solcher Fall beruht z. B. auf einer direkten Berührung der Haut mit einer ungelösten, ätzenden Substanz. In der Teichwirtschaft ist dieser Sonderfall nicht selten und wird gerade bei der Verwendung von Brannt- oder Löschkalk als Düng- oder Desinfektionsmittel immer wieder beobachtet. Wunder (1958) berichtet über Karpfen, die sich auf diese Art die Brust- und Bauchflossen beträchtlich verätzt hatten und starke Mißbildungen zeigten. Diese Mißbildungen können bei ungenügender Kenntnis der Sachlage zu Verwechslungen mit erblich bedingten Fehlern führen.

Bei sachgemäßer Verwendung des Branntkalkes in der Teichwirtschaft, d. h. bei einer feinen Verteilung gleichmäßig über die Wasseroberfläche, setzt sich die Gesamtmenge des CaO mit dem Teichwasser um:



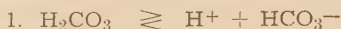
Kalziumhydroxid ist in Wasser mäßig schwer löslich, und zwar lösen sich bei 20° C 1,3 g in 1 Liter Wasser, das entspricht $1,8 \cdot 10^{-2}$ Mol/Liter. Der maximale ph-Wert beträgt demnach **11,95**. Kalziumhydroxid zerfällt in Wasser



in Kalzium- und Hydroxylionen; mit der Zunahme der Hydroxylionen erhöht sich der ph-Wert des Wassers. Das in den meisten Wässern gelöste CO_2 setzt sich mit Wasser z. T. um:



Die entstehende Kohlensäure liegt in Wasser in 2 Stufen dissoziiert vor:



Das Auftreten dieser Dissoziationsstufen ist ph-abhängig, wobei das Auftreten der 2. Stufe an einen höheren ph-Wert gebunden ist, und zwar sind bei einem ph-Wert von 10 30 % und bei einem ph-Wert von 11 85 % Karbonationen vorhanden (aus Ruttner 1962). Durch das Einbringen von CaO bei der Düngung wird der ph-Wert erhöht, dadurch wird das Dissoziationsgleichgewicht der Kohlensäure zur 2. Stufe hin verschoben. Ein Großteil der Ca-Ionen wird deshalb von den Karbonationen abgefangen, und es fällt in Wasser kaum lösliches Kalziumkarbonat aus



Der weitaus geringere Teil des Kalziums reagiert mit den Bikarbonationen



unter Bildung von wasserlöslichem Kalziumbikarbonat und bleibt damit in Lösung. Nach einem anfänglichen Anstieg des ph-Wertes tritt nach Ablauf der vorgenannten Reaktionen eine Abnahme und nach Einstellung eines Gleichgewichtes schließlich ein konstanter ph-Wert von ca. ph 8 auf. Die weitgehende Konstanz beruht auf der Pufferwirkung, die durch das Verhandensein der beiden Salze und der freien Kohlensäure entsteht. Die gegebenen Reaktionen genügen jedoch zur Veranschaulichung des Weges, den das sachgemäß in Teichwasser eingebrachte CaO geht.

Aus mancherlei technischen Gründen kann es bei der Einbringung des Brannt- oder Löschkalkes vorkommen, daß er nicht fein verteilt, sondern in Klumpen ausgestreut wird. Vor allem Branntkalk kommt in sehr groben Korngrößen in den Handel. Dann geht nur die Oberfläche dieses CaO-Klumpens Reaktionen mit dem Wasser ein, und es entsteht eine Schutzschicht aus CaCO_3 , die das weiter innen befindliche CaO vor dem Angriff des Wassers bewahrt. Bis sich alles im Inneren des Stückes befindliche CaO umgesetzt hat, können erfahrungsgemäß Monate vergehen. Ein gründelnder Karpfen kann ohne weiteres mit seinen Flossen die Schutzschicht des Klumpens wegwischen und dabei direkt mit dem ungelöschten Branntkalk in Berührung kommen. An seinen Flossen bleiben Teilchen haften und setzen sich hier mit dem Wasser um; es entsteht direkt auf dem Flossengewebe Lauge, die zur Verätzung führt. Als Einwirkungszeit genügen wenige Sekunden. Brust-, Bauch- und Afterflossen und auch die untere Hälfte der Schwanzflosse sind diesen Schädigungen am meisten ausgesetzt.

Die Versuche wurden in zwei Gruppen durchgeführt. In der einen Gruppe wurde die Wirkung einer reinen Löschkalklösung und in der anderen die direkte Einwirkung auf embryonales Flossengewebe untersucht.

ph-Wert-Messungen bei Löschkalk

Löschkalk pro 1 l in mg/l	tatsächlicher CaO-Gehalt pro 1 l in mg/l	Mol CaO pro 1 l (mol/l)	Normalität n	theoreti- scher ph-Wert	Indikator	Zeit nach Versuchsbeginn in Stunden						
						Temperatur in °C	2 Tg.	3 Tg.	6 Tg.	9 Tg.	14°C	20°C
33	23	0,4·10 ⁻³	0,20·10 ⁻³	10,3	Prot Kres.	sofort 14°C	1,0	18	48	66	140	212
67	47	0,8·10 ⁻³	0,40·10 ⁻³	10,6	Kres.	7,4	8,0	8,2	8,2	8,1	8,0	8,0
100	70	1,2·10 ⁻³	0,60·10 ⁻³	10,8	Kres.	8,0	8,5	8,6	8,2	8,1	7,9	8,0
133	93	1,7·10 ⁻³	0,85·10 ⁻³	10,9	Phen. Kres.	8,5	9,0	8,8	8,2	8,1	7,9	8,0
167	117	2,1·10 ⁻³	1,05·10 ⁻³	11,0	Phen.	9,0	9,2	9,1	8,8	8,5	7,8	7,9
200	140	2,5·10 ⁻³	1,25·10 ⁻³	11,1	Phen.	9,4	9,3	9,2	8,9	8,7	8,0	7,9
233	163	2,9·10 ⁻³	1,45·10 ⁻³	11,16	Phen	10,1	10,2	10,2	.	.	8,6	8,0
267	187	3,3·10 ⁻³	1,65·10 ⁻³	11,22	Naph.	10,2	10,2	10,2	.	.	8,7	8,0

ph-Wert des Leitungswassers: 6,5; SBV 2,3.

Abkürzungen:

Prot = Phenolrot, Kres. = Kresolrot, Phen. = Phenolphthalein, Naph. = Naphtolviolett, Tg. = Tage.
Fehlergrenze: ± 0,4 ph-Grade.

ω Der theoretische ph-Wert bezieht sich auf Lösungen in reinem Wasser.

Gruppe 1: Das Alter der Hechtlarven betrug 10 — 14 Tage; sie hatten nur noch einen kleinen Dottersack. In den einzelnen Versuchsreihen waren gesteigerte Löschkalkmengen verwendet worden (Tabelle).

18 Tage nach Versuchsbeginn wurde das Auftreten des Kannibalismus beobachtet. Bei den Versuchen ergab sich, daß eine Menge von 67 mg/l ohne Verluste von den Hechten ertragen wurde. Merkwürdigerweise führte eine Konzentration von 100 mg Löschkalk/l nach 9 Tagen und bei einer Wiederholung nach 4 Tagen zum vollständigen Verlust des Versuchsmaterials. 133 mg Löschkalk/l wurde mit einem Verlust von ca. 50 % ertragen.

Nach einer weiteren Erhöhung der Konzentration stieg die Verlustrate rasch an, und eine Menge von 266 mg Löschkalk/l wirkte schon nach 1 — 3 Tagen letal auf die Hechtlarven. Für Dauerversuche wurde deshalb die noch gut vertragene Menge von 66 mg Löschkalk/l verwendet. Die Versuche wurden nach 35 Tagen abgeschlossen, als beobachtet werden konnte, daß alle Flossen voll entwickelt waren. Es zeigte sich, daß der handelsübliche Löschkalk, wenn er in Wasser vollständig aufgelöst wurde, ohne störenden Einfluß auf die Entwicklung der Flossen blieb. Mißbildungen der Flossen wurden bei den Versuchstieren nicht beobachtet.

Die verwendeten Karpfenlarven waren 18 — 21 Tage (16 ° C) alt. In diesem Alter sind die Bauchflossen bereits als kleine, jedoch flossenstrahlenlose Läppchen vorhanden. In den unpaaren Flossen sind sie schon ausgebildet, diese befinden sich also bereits im Ausdifferenzierungsprozeß. Die Versuchsreihen enthielten dieselben Konzentrationen wie oben angegeben. Die Versuchsdauer betrug 22 Tage. Bei den Versuchen zeigte sich, daß die Karpfenlarven die wesentlich höhere Konzentration von 200 mg Löschkalk/l, gemessen an den Kontrollversuchen, noch gut vertrugen. Erst die Konzentration von 267 mg Löschkalk/l führte jeweils nach 1 Tag zum Verlust der Versuchstiere. Die Dauerversuche wurden deshalb mit 50 und 100 mg Löschkalk/l durchgeführt. Zu Versuchsende waren die Bauchflossen und die unpaaren Flossen normal entwickelt und ohne Mißbildung ausdifferenziert.

Gruppe 2: Versuche von Wunder an 2- bis 3sömmrigen Karpfen hatten ergeben, daß bei direkter Berührung der Flossen mit Branntkalk schwere Verätzungen eintreten und zu stark mißgebildeten Flossen führen. Bei nur schwacher Schädigung äußerer Teile der Flossen wurde Neubildung beobachtet. In den hier durchgeführten Versuchen wurden bei 10 — 14 Tage alten Hechtlarven die embryonalen Flossenanlagen mit Löschkalk verätzt. Kleinste Mengen wurden mittels einer feinen Pinzettenspitze direkt auf die embryonale Anlage der Bauchflossen aufgetupft. 90 — 95 % der Versuchstiere verendeten innerhalb des 1. Tages. Eine sekundäre Schädigung über die Kiemen war dabei fast ausgeschlossen, weil die Versuchstiere auf einem Filterpapier so ausgebreitet wurden, daß sie für die wenigen Sekunden der Behandlungszeit nur vom Wasserfilm ihrer Haut umgeben waren. Nach dem Auftupfen einer winzigen Menge Löschkalk wurden die Versuchstiere sofort in ein Frischwasserbecken zurückgesetzt. Es muß also für das Absterben der behandelten Larven die Einwirkung des Kalkes durch die Haut auf Magen und Darm und auf die Nerven- und Blutgefäße dieses Bereiches angesehen werden, denn die Kiemen verwendeter Tiere waren unbeschädigt und gut durchblutet. Die überlebenden Versuchstiere zeigten in der Weiterentwicklung stark mißgebildete Bauchflossen, bei denen auch die Entwicklung der Flossenstrahlen gestört war. Die Bauchflossen waren entweder winzige Läppchen mit verkrüppelten Flossenstrahlen, deren Zahl von 3 bis 6 reichte, geblieben oder ganz flossenstrahlenlos. Sie konnten auch vollständig fehlen. In diesem Fall wurde eine Narbe oder Wunde nicht beobachtet.

Die gleichen Versuche wurden bei 18—21 Tage (16° C) alten Karpfenlarven durchgeführt. Die Verluste waren hier wesentlich geringer und betrugen etwa 20 %. In der Weiterentwicklung konnten bei den Versuchstieren starke Entwicklungsschäden an den Bauchflossen und z. T. auch an den Afterflossen festgestellt werden. Auch hier wurde der Ausfall von Flossenstrahlen beobachtet. Karpfenlarven scheinen gegenüber direkten Verätzungen mit Löschkalk, verglichen mit den Hechtlarven, widerstandsfähiger zu sein.

Vergleichen wir die Versuche der beiden Gruppen miteinander, so läßt sich feststellen, daß eine reine Löschkalklösung auf den Entwicklungsprozeß der embryonalen Flossenanlagen keinen Einfluß hat, daß aber direkte Verätzungen zu sehr starken und bleibenden Entwicklungsstörungen, also zu Flossenmißbildungen, führen.

Wenn wir nun auf die eingangs erwähnte Beobachtung zurückkommen, daß in manchen Teichwirtschaften bei der Abfischung von Karpfenbrut gelegentlich ein hoher Prozentsatz mit Flossenmißbildungen auftritt, so läßt sich jetzt sagen: bei sachgemäßer Einbringung des Löschkalkes können Flossenmißbildungen nicht auf eine Kalkdüngung zurückgeführt werden.

Literatur:

- Piwnernetz, D.: Regeneration und Mißbildung bei Verletzung embryonaler Flossenanlagen bei Hechtlarven (*Esox lucius* L.). 1967 (im Druck).
- Probst, E.: Vererbungsuntersuchungen bei Karpfen. Allg. Fisch. Ztg. 74, 436—443 (1949).
- Ruttner, F.: Grundriß der Limnologie, 3. neubearbeitete und erweiterte Auflage. — Berlin: de Gruyter & Co. 1962.
- Wunder, W.: Über erbliche Fehler beim Karpfen. Z. Fisch. 29, 97—112 (1931).
- Schädigung der Karpfen durch Branntkalk. Der Fischwirt 1958, Nr. 4, S. 8.



Aus der Untersuchungsstelle für Teichwirtschaft am Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg. Leiter Prof. Dr. W. Wunder.

Versuche mit Thalidomid bei Hechtlarven und Larven des Guppy (*Lebistes reticulatus* Peters)

Von Dipl.-Biol. Dr. Dieter Piwernetz

Um das Jahr 1959-1962 traten besonders häufig Mißbildungen bei neugeborenen Menschen auf, die durch das chemische Präparat Contergan verursacht waren. Man verabreichte dieses Präparat als Beruhigungsmittel an schwangere Frauen. Es entstanden dann, wenn das Medikament im ersten bis dritten Schwangerschaftsmonat verordnet worden war, besonders Verkrüppelungen der Gliedmaßen und Verkümmierungen in der Gegend des äußeren Ohres. Die Schädigungen konnten verschiedene Ausbildungsstufen erreichen. Im einfachsten Fall waren nur Finger oder Zehen miteinander verwachsen und Hand oder Fuß mißgebildet und verdreht. In schwierigeren Fällen war besonders der Unterarm und der Oberarm oder der Unterschenkel und der Oberschenkel stark verkürzt und so mißgebildet, daß die entstellte Hand oder der entstellte Fuß direkt am Rumpf saß. In ganz schweren Fällen fehlten die Gliedmaßen überhaupt. Man sprach bei diesen verkürzten und vielfach auch verbreiterten Armen und Beinen von Robbengliedern (Phokomelie) oder von einer Mißbildung der Glieder (Dysmelie) oder von einem Fehlen der Glieder (Amelie).

Man erklärte das Auftreten derartiger Mißbildungen als Folge einer chemischen Schädigung des Embryo im Mutterleib. Die Anlage der Gliedmaßen wird so geschädigt, daß sie mehr oder weniger verkümmert oder vollkommen zerstört wird.

Man hatte nun sehr bald auf Grund von Tierversuchen erkannt, daß man mit dem chemischen Mittel Contergan oder seinem wirksamen Bestandteil Thalidomid ein gehäuftes Auftreten von Mißbildungen ähnlicher Art bei Tieren verursachen kann.

Bei Kaninchen konnte Loustalot (1963) durch Verabreichung von thalidomidhaltigem Futter mißgebildete Embryonen erzeugen. Auch Gottschewski und Zimmermann erhielten nach Verfütterung von Thalidomid junge Kaninchen mit mißgebildeten bzw. weitgehend rückgebildeten Gliedmaßen. Dabei mußte das Thalidomid zu einer ganz bestimmten Zeit zu Beginn der Schwangerschaft eingewirkt haben, wenn die entsprechenden Mißbildungen auftreten sollten. Rickenbacher konnte bei Hühnerembryonen (1963) Mißbildungen erzielen, wenn er Contergan in die Keimhöhle einspritzte. Das Contergan erwies sich aber nicht bei allen Tierarten als schädigend. Schultz und Sierts-Roth haben 1963 vergebens versucht, bei Mäusen mit ungeheuer hohen Gaben derartige Schädigungen zu erzielen. Es war nun meine Aufgabe, bei Fischlarven Versuche mit Thalidomid anzustellen, um Schädigungen an den Flossen hervorzurufen. Wenn die Larve das Ei verläßt, sind die Flossenanlagen noch als dünne Säume ohne Flossenstrahlen angelegt und die Bauchflossen fehlen zunächst wegen des Dottersackes noch vollständig. Es sollte nun versucht werden, durch entsprechende Konzentrationen von Thalidomid die Flossenanlage zu schädigen.

Bei Hechtlarven war dies nicht möglich. Allerdings löst sich das chemische Mittel nur sehr schwer in Wasser, und die Konzentrationen hängen wieder sehr von der Wassertemperatur ab. Nachdem die Versuche bei Hechten erfolglos waren, wurden Experimente mit dem kleinen lebend gebärenden Aquarienfisch Guppy (*Lebistes reticulatus* Peters) durchgeführt. Die Versuche bei diesen Fischen erscheinen aus verschiedenen Gründen aussichtsreicher. Sie leben nämlich in warmem Wasser geheizter Aquarien, und deshalb kann man Experimente bei höherer Konzentration des Mittels anstellen. Bei 37 Grad Celsius lösen sich 106 mg/l, bei 20 Grad Celsius 40 mg/l.

Trotzdem erwiesen sich auch diese Versuche erfolglos, und die trächtigen Zahnkarpfenweibchen lieferten gesunde Junge. Es wurden nun weitere Versuche in der Art angestellt, daß das Mittel an die trächtigen Weibchen verfüttert wurde. Aber auch in diesem Fall rief das Mittel keine Mißbildungen an den Flossen der Fische hervor. Im ganzen wurde im Laufe eines halben Jahres mit 989 Versuchsfischen und 224 Kontrolltieren gearbeitet. In keinem Fall gelang eine Schädigung der Fischembryonen im Mutterleib oder der geschlüpften Jungfische durch das chemische Mittel Thalidomid. **Es gibt also wenigstens bei den hier geprüften Fischarten Hecht und Guppy keine „Contergankinder“.**

Selbstverständlich darf daraus nicht der Schluß gezogen werden, daß das Contergan ganz allgemein unschädlich sei. Wir haben ja schon gehört, daß es auch unter den Säugetieren bei den Mäusen unwirksam war, während es beim Kaninchen ähnliche Schädigungen wie beim Menschen hervorrief.

Literatur:

- Beckmann, R., und H. H. Kampf: Zur quantitativen Bestimmung und zum qualitativen Nachweis von N-Phthalylglutaminsäure -imid (Thalidomid) Arzneimittelforschung (Drug Res) 11, 45-47 1961.
- Gottschewski, G. H. M. und W. Zimmermann: Nachweis von phänokritischen Phasen verschiedener Organanlagen beim Hauskaninchen (*Oryctolagus cuniculus*). Verhandlungen der Deutschen Zool. Gesellschaft in München, Zool. Anzeiger 27. Supplementband 1964 S. 144-176.
- Kunz, E. Keller, H. und H. Mückter: N-Phthalylglutaminsäure -imid. Experimentelle Untersuchungen an einem neuen synthetischen Produkt mit sedativen Eigenschaften. Arzneimittel-Forschung (Drug Res.) 6, 426-430 1956.
- Loustalot, P.: Tierexperimentelle Abklärung teratogener Nebenwirkungen von Pharmaka. In: Koller, Th. und H. Erb. Medikamentöse Pathogenese fetaler Mißbildungen. Basel und New York: Krager 1964.
- Piwernetz, D.: Experimente über die Flossenanlage bei Knochenfischlarven, (Normale Differenzierung; Regeneration und Mißbildung bei mech. und chem. Schädigungen, darunter auch Thalidomidversuche.) Erlangen: Dissertation 1967.
- Rickenbacher, J.: Zur Wirkung von Contergan auf die Keimscheibe des Hühnchens. In: Koller, siehe bei Loustalot.
- Schultz, W. und U. Sierts-Roth: Thalidomid im Tierversuch. In: Koller, siehe bei Loustalot.
- Thomas, J.: Thalidomid--Extremitätendysplasien und ihre Begleitmißbildungen. Zentralblatt für Gynäkologie 84. Jahrg. 1962, Heft 42, S. 1633-1646.
- Tödury, G.: Die sensiblen Phasen in der Embryonalentwicklung und ihre Störung durch chemische Faktoren. In: Koller, siehe bei Loustalot.

Lebenslauf

Am 7.2.1938 wurde ich, Dieter Piwernetz, in Gablonz als erstes Kind des Kaufmanns Ernst Piwernetz und seiner Frau Ilse geboren.

Die Volksschule besuchte ich ab 1944 bis zur Vertreibung 1945 im Sudetenland. 1949 trat ich in die Oberrealschule Bayreuth über, die ich 1953 in der 5. Klasse verließ. Danach ging ich im elterlichen Betrieb in die kaufmännische Lehre. Kaufmannsgehilfen-Prüfung 1956. Danach leitender Angestellter im Betriebe meines Vaters. 1960 trat ich in die 9. Klasse der Oberrealschule in Weissenburg in Bayern ein und legte an dieser auch das Abitur ab.

Beginn des Studiums der Naturwissenschaften Wintersemester 1961.

April 1966 Hauptprüfung zum Biologen-Diplom.

